Goebel, H. E. G.
1929.
Thesis Leiden 1929

EENIGE NIEUWE PROEVEN OVER HELIOTROPIE.

H. E. G. GOEBEL.

LANE

MEDICAL LIBRARY

Gift of
Mr. William Wreden

LANE MEDICAL LIBRARY
STANFORD UNIVERSITY
300 PASTEUR DRIVE
PALO ALTO, CALIF.

EENIGE NIEUWE PROEVEN OVER HELIOTROPIE.

N. V. Boek- en Steendrukkerij Eduard IJdo. — Leiden

EENIGE NIEUWE PROEVEN OVER HELIOTROPIE.

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE LEIDEN, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS, Prof. Dr. N. VAN WIJK, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, VOOR DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP VRIJDAG 6 DECEMBER 1929, TE 3 URE N.M.

DOOR

HILDEGARD ERNA GERTRUD GOEBEL

GEBOREN TE BERLIJN.

N. V. BOEK- EN STEENDRUKKERIJ EDUARD IJDO — LEIDEN.

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/eenigenieuweproe0000unse

AAN MIJNE OUDERS
EN PLEEGOUDERS.

VOORREDE.

Nu dit proefschrift voltooid is, wil ik gaarne gebruik maken van de gelegenheid om allen, die mij bij mijn studie ter zijde hebben gestaan, mijnen dank te betuigen.

In de eerste plaats ben ik U, Hooggeleerde Janse, *Hooggeachte Promotor, dankbaar, dat Gij het mij mogelijk gemaakt hebt, dit onderzoek onder Uw leiding te kunnen verrichten, tevens voor de zeer bijzondere moeite, die Gij U gegeven hebt, door mij bij het samenstellen van dit proefschrift behulpzaam te zijn.*

Ook is het mij een behoefte, U allen, Hoogleeraren der Philosophische Faculteit te danken voor het genoten onderwijs, in het bijzonder U, Hooggeleerde van Kampen.

Ook U, Zeergeleerde van der Klaauw *en* Boschma *ben ik zeer erkentelijk voor Uw leiding gedurende mijn studie.*

Voorts dank ik allen, die bijgedragen hebben aan het tot stand komen van dit proefschrift.

INHOUD.

Blz.

INLEIDING.

A. Historisch Overzicht 1

1. Positieve Heliotropie 1

a. De Lichtintensiteitstheorie 2
b. De Lichtrichtingstheorie 6
c. De Theorie van de Photogroeireactie . . . 9

2. Negatieve Heliotropie 10

B. De Nieuwe Hypothese 11

HOOFDSTUK I.

Experimenteel Gedeelte 19

a. Materiaal 19
b. Proeven 20

1. Proevenreeks I 20

2. Proevenreeks II 26
Proevenreeks II A 27
Proevenreeks II B 35
Proevenreeks II C 43

HOOFDSTUK II.

Verklaring der Proeven 49

1. Proevenreeks I 49

2. Proevenreeks II 51
Proevenreeks II A 51
Proevenreeks II B 56
Proevenreeks II C 59

Blz.

Overzicht 62

Zusammenfassung 65

Stellingen 71

FIGUREN.

Figuur 1 15

„ 2 16

„ 3 17

„ 4 21

„ 5 28

„ 6 35

„ 7 44

„ 8 52

„ 9 53

„ 10 56

„ 11 57

„ 12 59

INLEIDING.

A. HISTORISCH OVERZICHT.

1. *Positieve heliotropie.*

Het streven der plantendeelen, zich naar het licht toe of er zich van af te keeren, bekend onder den naam van positieve of negatieve heliotropie, heeft reeds sinds langen tijd het onderwerp van talrijke onderzoekingen uitgemaakt. De Candolle (1832) heeft, in zijn „Physiologie des plantes", voor het eerst getracht, een verklaring dezer verschijnselen te geven. Na hem hebben Dutrochet, Gardener, Ch. Darwin en vele andere onderzoekers zich er mede bezig gehouden, maar eerst nadat Sachs in 1882 zijn „Pflanzenphysiologie" deed verschijnen, werd het onderwerp aan een meer grondig onderzoek onderworpen.

Deze pogingen tot verklaring van het heliotropische verschijnsel deden gaandeweg verscheidene theoriën ontstaan, waarvan de voornaamste hieronder besproken zullen worden.

In de eerste periode waren de onderzoekingen en verklaringen (de Candolle, enz.) op meer algemeene waarnemingen gebaseerd. Met Sachs echter begon men meer exacte methoden toe te passen en te trachten, door metingen een dieper inzicht in het verschijnsel der heliotropie te verkrijgen.

Zijn proeven leerden in hoofdzaak:

1. dat de kromming slechts plaats heeft in de groeizone van het orgaan;
2. dat het verschil in lengtegroei tusschen de belichte en niet belichte zijde de directe oorzaak der kromming is.

Het werd toen echter niet uitgemaakt, en het is trouwens zelfs tot heden nog niet met zekerheid bekend, hoe deze beide nieuwe groeisnelheden, dus aan den belichten en onbelichten kant, zich verhouden tot de normale groeisnelheid, m.a.w. of bij positieve heliotropie b.v. de groeisnelheid aan de belichte zijde afneemt, of aan de onbelichte zijde toeneemt, of wel dat beide wijzigingen tegelijkertijd plaats vinden. Bekend is dus eigenlijk slechts, dat de *relatieve* groeisnelheden aan voor- en achterzijde door belichting een verandering ondergaan.

In het hier volgende zullen slechts de positieve en de negatieve heliotropie ter sprake komen, niet daarentegen de transversaal-heliotropische bewegingen, omdat de aard van de meest waarschijnlijke verklaring dier bewegingen, volgens de onderzoekingen van H a b e r l a n d t, op anderen grondslag berust.

De voornaamste theoriën, die over positieve en negatieve heliotropie opgesteld werden, zijn de volgende:

a. de theorie van het lichtintensiteitsverschil (voortaan „intensiteitstheorie" genoemd);

b. de lichtrichtingstheorie;

c. de theorie van de „photogroei-reactie" van B l a a u w.

a. DE LICHT-INTENSITEITS-THEORIE.

De intensiteitstheorie werd in 1832 opgesteld door d e C a n d o l l e.

Deze onderzoeker stelt zich het proces der heliotropische kromming aldus voor: de schaduwkant van een eenzijdig belichte plant wordt eenigszins geëtioleerd, groeit sneller dan de belichte zijde en veroorzaakt zóó een kromming naar het licht toe. Experimenteele bewijzen voor deze theorie heeft d e C a n d o l l e echter niet kunnen geven.

Zijn opvatting vond een tegenstander in Dutrochet[1]). Op grond van het door hem geconstateerde feit, dat de belichte zijde van heliotropisch gekromde organen, nadat men haar door overlangsche splijting los gemaakt heeft van den schaduwkant, zich zelfs nog sterker naar het licht toe kromt dan vroeger, kwam hij tot de opvatting dat de belichte kant de actieve is bij deze kromming, de schaduwkant daarentegen de passieve. Hij verzuimde echter er rekening mede te houden, dat door de overlangsche splijting de spanning in het parenchym niet meer door een tegenspanning van de epidermis in evenwicht wordt gehouden en dat dus de omstandigheden veranderingen hebben ondergaan, die op het resultaat der proef invloed moesten hebben.

Een ander tegenstander van de intensiteitstheorie was ook H. Müller-Thurgau[2]). Hij constateerde, dat de heliotropische krommingsverschijnselen volkomen overeenkomen met de geotropische, en dat het dus meer op de richting der inwerkende kracht zoude aankomen dan op de waarneming van intensiteitsverschillen aan de tegengestelde flanken. Een bewijs tegen de intensiteitstheorie is volgens hem ook, dat de negatief heliotropische wortels van *Chlorophytum* en *Monstera Lennea*, aan alle kanten belicht zijnde, dezelfde vertraging in lengtegroei ondervinden, als dit bekend is voor positief heliotropische stengels en wortels. Volgens de Candolle, zegt Müller, zouden organen, die in 't donker sneller groeien dan in 't licht, zich positief heliotropisch moeten krommen.

Over deze onderzoekingen van Herm. Müller-Thurgau zegt Wiesner[3]):

---

[1]) Dutrochet, Memoires pour servir à l'histoire anat. et physiol. des végétaux et des animaux, 1837, t. II, p. 73—75.

[2]) Herm. Müller, Ueber Heliotropie, Flora 1876, 59. Jhrg., p. 68, 92—95.

[3]) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, Denkschr. d. K. Ak. Wien, 1879, I u. 1882, II.

„Een zeer prijzenswaardige bijdrage tot de leer van de heliotropie heeft Herm. Müller gegeven. Hij onderzocht het eerst, of het door Sachs uitgesproken vermoeden, dat een heliotropische kromming van de richting der stralen afhankelijk zou zijn, evenals de geotropische kromming afhankelijk is van den hoek waaronder het geotropische plantendeel staat ten opzichte van de verticaal, juist was. Het resultaat was te voorzien: onder normale omstandigheden neemt de heliotropische kromming toe met de toename van den invalshoek van 0—90°, maar het effect wordt alléén grooter door het toenemen der lichtintensiteit.

Deze opvatting van Herm. Müller is dus verkeerd."

Den meesten steun ondervond de intensiteitstheorie door de talrijke proeven van Ch. Darwin (1880) [1].

Hij maakte o.a. de eene overlangsche helft van *Phalaris*-kiemplantjes zwart met oost-indische inkt en plaatste ze zóó voor het raam, dat de grenslijn tusschen het zwartgemaakte en het niet-zwartgemaakte gedeelte naar 't licht toegekeerd stond. Het resultaat was, dat de plantjes in plaats van rechtstreeks naar het raam toe te krommen, zich van het venster af en in de richting van den niet zwart gemaakten kant der plant bewogen. Darwin besluit daaruit, dat de kromming der cotyledonen naar het licht toe er van afhangt, of de eene overlangsche helft geheel belicht wordt of de andere geheel donker is, en niet daarvan, dat een smalle overangsche zone in de richting van het licht getroffen wordt: m.a.w. alleen het intensiteitsverschil aan twee tegenoverstaande kanten wordt door de plant gepercipieerd.

De resultaten van deze proeven werden echter door Fitting [2]) betwijfeld. Deze herhaalde de proeven van

---

[1]) Ch. Darwin, The power of movement in plants 1880.

[2]) H. Fitting, Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. wiss. Bot. 1907, Bd. 45, p. 211.

Darwin, maar verbrak daarbij den samenhang tusschen de zwartgemaakte en niet zwarte helften door het coleoptiel overlangs te splijten. Daardoor werden natuurlijk geheel andere uitkomsten bereikt; bovendien houdt Fitting er in het geheel geen rekening mede dat ook bij zijn planten de weefselspanning door de splijting opgeheven werd en deze dus niet meer in normale omstandigheden verkeerden.

Jost[1]) sluit zich bij de opvattingen van Fitting aan. Hij verklaart de resultaten van Darwin's proeven zóó, dat de donker gemaakte helft der coleoptielen niet geheel donker was doordat er lichtstralen door de spleten der opgedroogde inkt naar den anderen kant konden doordringen.

Van deze weerlegging zegt Pringsheim[2]) daarentegen: „es dürfte doch wohl die zerstreute Lichtmenge zu gering sein, als dass sie die durch direkte Bestrahlung hervorgerufene Reizung merklich beeinflussen könnte, falls wirklich die Lichtrichtung das Reizreagens wäre."

Ook Mast[3]) heeft de proeven van Darwin gecontroleerd, doch komt tot dezelfde conclusie als Darwin, dat n.l. het alleen het intensiteitsverschil is dat door de plant waargenomen wordt en dat als prikkel werkt.

Oltmans[4]) tracht in zijn „Photometrische Bewegungen der Pflanzen" duidelijk te maken, dat reacties op lichtprikkels naar alle waarschijnlijkheid hun oorzaak vinden in de gevoeligheid van het protoplasma voor intensiteitsverschillen van het licht.

Bij de intensiteitstheorie sluit zich verder ook W. Nien-

---

[1]) L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1913, 3. Auflage.

[2]) E. Pringsheim, Die Reizbewegungen der Pflanzen, 1912.

[3]) S. Mast, gec. bij Nienburg, in „Ueber phototropische Krümmungen an längsseitig zum Teil verdunkelten *Avena*-Koleoptilen. Ber. d. d. bot. Ges., 1918, Bd. 36, p. 492.

[4]) Fr. Oltmans, Flora 1892, Bd. 75, p. 783.

burg [1]) aan. Zijn proeven zijn echter zóó verward, dat het mij niet noodig voorkomt deze uitvoerig te bespreken.

Joh. Buder[2]) zegt met betrekking tot de intensiteitstheorie: „Zoolang wij aannemen, dat photochemische processen de hoofdrol spelen bij lichtperceptie, is de oude strijdvraag: lichtrichting of intensiteit, reeds van te voren beslist: want voor de genoemde heliotropische processen speelt alleen de intensiteit van het per tijdseenheid toegevoerde licht een rol, met andere woorden, de lichthoeveelheid. De lichtrichting speelt alleen maar in zóóver een rol, als van haar de graad der intensiteit der belichting afhangt."

b. DE LICHTRICHTINGSTHEORIE.

De lichtrichtingstheorie, opgesteld door Sachs[3]), berust op de opvatting, dat de plant alleen reageert op de richting, waarin het licht op haar invalt, evenals zij geotropisch reageert op de richting, waarin de zwaartekracht op haar inwerkt, waarbij dus het streven der plant zou uitkomen, om aan alle zijden eenzelfden graad van belichting te ontvangen. Als het gelukte, om tusschen de richting der lichtstralen en de heliotropische kromming dezelfde betrekking te vinden als door hem gevonden werd tusschen zwaartekracht en geotropische kromming, zoo zou deze opvatting zeer veel aan waarschijnlijkheid winnen.

Deze betrekkingen nu heeft, naar zijne eigene meening, Herm. Müller-Thurgau gevonden, op grond van proeven die in zijn reeds aangehaalde verhandeling be-

---

[1]) W. Nienburg, Ueber phototropische Krümmungen an längsseitig zum Teil verdunkelten *Avena*-Koleoptilen. Ber. d. d. bot. Ges. 1918, Bd. 36, p. 491.

[2]) Joh. Buder, Neue phototropische Fundamentalversuche, Berichte d. d. bot. Ges. 1920, Bd. 38, p. 10—19.

[3]) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, p. 851.

schreven worden[1]). Het zou te ver voeren, om de daar aangehaalde talrijke proeven allen te vermelden, en zij kunnen te eerder weggelaten worden omdat hun bewijskracht zeker weinig overtuigend voor de theorie van Sachs spreekt.

Pfeffer is er niet zeker van, aan welken kant hij zich moet plaatsen. Zoo zegt hij n.l.[2]): „die auf einer Unterschiedsempfindung beruhende phototropische Reizung erfordert zunächst eine Lichtdifferenz, indess hängt die Reizwirkung schon deshalb von der Lichtrichtung ab (dem Lichteinfall), weil offenbar nur das in die Zelle oder den Gewebekomplex eindringende Licht auslösend wirkt. Es ist nicht ohne weiteres zu ersehen, ob die tropistische Reizung schlechthin durch die Lichtdifferenz, d.i. der Lichtabfall, oder durch die Lichtrichtung bewirkt wird".

Uitvoerige onderzoekingen over de vraag „lichtintensiteit" of „lichtrichting" heeft Heilbronn[3]) verricht; de door hem verkregen resultaten zijn de volgende:

1e. *Avena*-coleoptilen, tusschen een wit en een zwart scherm gezet, en van boven verlicht, kromden zich niet.

2e. Coleoptielen, waarvan de eene overlangsche helft zwart gemaakt was, en die loodrecht van boven belicht werden, kromden zich niet; wanneer zij daarentegen van alle kanten door diffuus licht bestraald werden dan kromden ze naar den kant, die niet zwart gemaakt was.

3e. Coleoptielen, aan een overlangsche zijde zwart gemaakt, en aan een zijde direct door licht beschenen, kromden zich naar de zwartgemaakte kant, doch slechts

---

[1]) H. Müller, Ueber Heliotropie, Flora 1876, 59 Jhrg., p. 92—95.
[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1904, Bd. II, p. 646.
[3]) Heilbronn, Lichtabfall oder Lichtrichtung als Ursache der heliotropischen Reizung. Ber. d. d. bot. Ges. 1917, Bd. 641, 35.

wanneer aan dezen kant in de zwarte verf door het drogen fijne spleetjes ontstaan waren.

4e. Normale, niet zwart gemaakte coleoptielen, van links door een groote diffuse lichtbron, (papierscherm van 15 cM² voor de lamp geplaatst), van rechts op grooteren afstand direct door een lamp bestraald, kromden zich naar de directe lichtbron toe, zelfs dan, wanneer de direct bestraalde kant veel minder licht kreeg, dan de door diffuus licht bestraalde.

5e. Coleoptielen, aan één kant door een groote, van achter belichte, doorschijnende papierschijf belicht, aan den anderen kant door een kleinere, maar lichtere, op gelijken afstand, bestraald, kromden zich naar de kleinere schijf toe.

Uit deze resultaten trekt H e i l b r o n n de volgende conclusies:

Wanneer een orgaan aan twee antagonistische zijden bestraald wordt door twee lichtbronnen, dan wordt *die* richting door de plant als „Angriffsrichtung" gepercipieerd, waarin de meeste lichtstralen in het lichtgevoelige weefsel doordringen. Aangezien nu binnen in de plant de richting der lichtstralen sterk verandert door herhaalde breking en terugkaatsing, zoo schijnen alléén de epidermiscellen en vormingen der epidermis (Lichtsinnesorgane von Haberlandt) heliotropische prikkels te kunnen waarnemen, doch ook andere cellen kunnen deze functie overnemen, zoodra zij de eigenschappen van epidermiscellen krijgen.

Als slotbeschouwing laat H e i l b r o n n volgen: „Nicht Unterschiede im Lichtgenuss antagonistischer Flanken, sondern die Menge gleichgerichteter Strahlen in der Zelle scheint den Ausschlag zu geben. Die Frage „Lichtabfall" oder „Lichtrichtung" möchte ich also im S a c h s'schen Sinne beantworten."

Een experimenteel bewijs voor de lichtrichtingstheorie heeft tenslotte Lundegårdh[1]) nog getracht te geven. Hij gebruikte daartoe kiemplanten, waarvan de voorste helft beschaduwd werd door een zwart scherm, de achterste van links en rechts belicht werd door twee lichtbronnen van gelijke sterkte: de invalshoek dezer beide lichtbronnen kon gewijzigd worden. Tot 90° traden er krommingen op, van het scherm afgekeerd; bij een invalshoek, grooter dan 90°, kromden de planten naar het scherm toe.

Tot zóóver de opvattingen van verschillende onderzoekers over de lichtrichtingstheorie. Wat het zich instellen der plant op het invallende licht betreft, zoo heb ik bij mijn proeven kunnen constateeren, dat de coleoptielen bij hun eindstand met hun toppen meestal niet in de richting stonden van het invallende licht, maar dat ze bijna altijd een hoek er mee maakten, zoodat de lichtrichting zeker niet zonder meer, als uitsluitende oorzaak der kromming kan aangezien worden.

c. DE THEORIE VAN DE PHOTOGROEI-REACTIE VAN BLAAUW.

Blaauw[2]) bestrijdt met zijn „lichtgroeireactie" de principes, waarop zoowel de theorie van Sachs als die van de Candolle gebaseerd zijn.

De heerschende opvatting, dat de groei aan tegenoverstaande zijden slechts secundair, dus tengevolge van een prikkelwerking ongelijk wordt, totdat een bepaalde krommingsrichting bereikt is, houdt hij voor geheel verkeerd; het gebruik van termen, zooals *„phototropische gevoeligheid"*, *„phototropische perceptie"* en *„phototropische prikkel"* keurt hij

[1]) H. Lundegårdh, Die Bedeutung der Lichtrichtung für den Phototropismus. Ber. d. d. bot. Ges., 1919, Bd. 37, p. 229.

[2]) Blaauw, Licht und Wachstum, III. Meded. v. d. Landb. Hoogeschool te Wageningen, 1918, Bd. XV.

daarom dan ook beslist af. Hij meent daarentegen, dat de heliotropische kromming tot stand komt, doordat het licht op directe wijze de groeisnelheid aan de bestraalde zijde wijzigt, hetgeen dan een kromming moet doen optreden. In het kort vatte hij zijn opvatting samen in de uitspraak: de groeireactie is primair, de kromming secundair.

Deze opvatting is echter volkomen in strijd met de proeven van Darwin, die overtuigend kon aantoonen, dat het licht bij de heliotropie op indirecte wijze, n.l. als prikkel, inwerkt; zij behoeft dus eigenlijk niet verder besproken te worden.

Onze verdere beschouwingen berusten principieel geheel op het door Darwin vastgelegde standpunt.

2. *Negatieve Heliotropie.*

De boven besproken theoriën waren in hoofdzaak bedoeld ter verklaring van de positief heliotropische verschijnselen, doch wij zagen dat het geen van hun gelukte aan te geven, wat de eigenlijke oorzaak van deze is. Niet minder verschilden echter de meeningen omtrent het ontstaan der negatief heliotropische krommingen.

De Candolle spreekt nauwelijks over deze bewegingen, hij bepaalde er zich toe, slechts enkele gevallen daarvan op te noemen, maar geeft er in het geheel geen verklaring van.

Wat de toepassing der „intensiteitstheorie" op de negatieve heliotropie aangaat, hebben verschillende onderzoekers te vergeefs getracht, op grond van de Candolle's theorie ook de negatief-heliotropische krommingen te verklaren. Sachs[1]) zegt, dat men deze theorie nog wel aan zou kunnen nemen, voor negatief-heliotropische plantendeelen, b.v. *Sinapis*-wortels of luchtwortels der Aroideen, als deze in 't donker langzamer groeien dan in 't licht en zich dus tegengesteld gedragen aan positief heliotropische stengels, doch vroegere waarnemingen van von Wolkoff spraken

[1]) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882.

deze opvatting al tegen, en Herm. Müller-Thurgau [1]) reeds bewees, dat ook de negatief heliotropische wortels, evenals de positief heliotropische, in 't donker sneller groeien dan in 't licht, en hetzelfde toonde ook Schmitz aan bij myceliumstrengen van Rhizomorphen. Hieruit blijkt dus, dat de Candolle's theorie geenszins opgaat voor negatieve heliotropie.

Uitvoerige onderzoekingen over negatieve heliotropie vinden wij bij von Wolkoff [2]). Volgens hem berust de negatief heliotropische kromming daarop, dat in het doorzichtige orgaan, dat meestal cylindrisch of kegelvormig is, als gevolg van lichtbreking binnen in het plantendeel, aan of nabij den niet belichten kant, een gedeelte een intensievere belichting ontvangt. Zoo zou er een z.g. „brandlijn" ontstaan. Het bestaan van een dergelijke brandlijn kon door von Wolkoff inderdaad experimenteel aangetoond worden. De plaats waar de brandlijn ligt, zou dan door de intensievere belichting in zijn groei belemmerd worden, terwijl de tegenovergestelde kant iets sneller kan groeien. Zoo zou dan de naar het licht toegekeerde kant concaaf worden.

Von Wolkoff zegt echter niet, hoe hij zich de negatieve heliotropie voorstelt bij niet doorschijnende plantendeelen.

Uit het voorgaande historisch overzicht is wel gebleken, dat géén der geopperde verklaringen tot een bevredigende oplossing der heliotropische vraagstukken, zoowel der positieve als der negatieve, leidden.

B. DE NIEUWE HYPOTHESE.

Het algemeen inzicht in deze vraagstukken wordt nu

[1]) H. Müller, Ueber Heliotropie, Flora 1876, 59. Jhrg., p. 68 ff.
[2]) gec. door Hofmeister, Die Pflanzenzelle, p. 293.

zeer vereenvoudigd door een andere nieuwe theorie over positieve en negatieve heliotropie, die opgesteld werd door Janse[1]), en die ons langs een gemakkelijker weg misschien eerder tot het doel kan brengen.

Teneinde de ontwikkeling dezer theorie duidelijk te maken, moet men teruggrijpen op een theoretische verhandeling van Noll[2]) (1892), waarbij hij uitging van de overweging, dat, wanneer de plant in het bezit was van een orgaan, dat de zwaartekrachtrichting kon percipieeren, evenals de dieren dit kunnen door middel van hun statocysten, vele verschijnselen een eenvoudige verklaring zouden krijgen. Dit door hem toen nog slechts veronderstelde orgaan noemt hij eveneens „statocyste". Later werd deze „statocyste" inderdaad in stengels en wortels door Haberlandt en Nemec (1900) gelijktijdig gevonden. Zij zou bestaan uit een cel, waarin zich lichaampjes (statolithen) bevinden, die specifiek zwaarder zijn dan hun omgeving, en als welke, in de door hun besproken gevallen, zetmeelkorrels zouden fungeeren. Deze nemen steeds de laagste plaats der cel in en oefenen zoo een druk uit op de daarvoor gevoelige plasmalaag, de z.g. „buitenlaag". Dezen druk zou de statocyste als prikkel percipieeren en zoo zou de plant de zwaartekrachtrichting kunnen waarnemen, mits echter, zooals Noll dit reeds aangaf, de mate van prikkelbaarheid der buitenlaag plaatselijk verschillend is.

Toen nu de „statocyste" gevonden was, begon men ook naar zintuigorganen voor andere prikkels te zoeken. Het was wederom Haberlandt[3]), die nu een dergelijk orgaan en wel voor de „transversaal-heliotropie" ontdekte. De op bijzondere wijze gebouwde epidermiscellen, die voorkomen bij

---

[1]) J. M. Janse, Die Suchbewegungen der Pflanzen, II, Flora 1929, Bd. 124, p. 124.

[2]) Noll, Heterogene Induktion, Leipzig, 1892.

[3]) Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig, 1905.

planten, welke hun bladschijven loodrecht op de invallende lichtbundel kunnen plaatsen, zouden daarbij als convergeerende lenzen werken. De daarop gebaseerde z.g. „lenzentheorie" bracht dus weliswaar het begrip van dezen vorm van heliotropie een stap verder, doch de toepassing dezer theorie op positieve en negatieve heliotropie bleek niet mogelijk te zijn, zoodat dit vraagstuk toch onopgelost bleef.

Janse gaf nu uitbreiding van de statolithentheorie van Haberlandt, door het opstellen eener nieuwe hypothese, met behulp waarvan het mogelijk zoude zijn, alle vroegere, door hem onder den naam „zoekbewegingen" samengestelde bewegingen te verklaren.

Deze hypothese [1]) vervalt in de volgende vier onderdeelen:

1. De gevoeligheid voor druk is in de statocysten, op één bepaalde plaats in het protoplasma, het z.g. „middenveld", een maximale en neemt vandaar naar alle zijden geijkmatig af. Of zij aan de tegenoverliggende zijde $= 0$ is, of slechts gering, is van geen belang.
2. Een plantendeel is alleen dan in rust, wanneer de plaats van maximale prikkelbaarheid geprikkeld wordt.
3. De plaats van maximale prikkelbaarheid heeft tegenover den celwand geen vaste ligging, maar zij kan door bepaalde inwerkingen, hoewel steeds langzaam, worden verschoven.
4. De beweging van het plantendeel heeft steeds op zoodanige wijze plaats, dat de intensiteit van den prikkel op elk oogenblik het snelst toeneemt (d.i. dus beweging der statolithen in de richting van het maximum-gradient).

Wat nu de positieve en negatieve heliotropie aangaat,

---

[1]) J. M. Janse, Die Suchbewegungen der Pflanzen, Teil I, 1928, Bd. 123, p. 232.

berust de nieuwe verklaring vooral op toepassing van het 3e onderdeel der hypothese, wat licht betreft.

Omtrent de nadere uiteenzettingen van de noodzakelijkheid en bruikbaarheid der nieuwe hypothese, kan worden volstaan met op de verhandeling van Janse te wijzen; het is echter voor een duidelijk begrip van het volgende, noodzakelijk, hier de hoofdzaken in het kort uiteen te zetten.

De prikkelbare buitenlaag in de statocyste is dus het percipieerende gedeelte, terwijl de specifiek zwaardere lichaampjes, de statolithen, daarop een druk uitoefenen, welke door de cel als prikkel gevoeld wordt. De keuze van het prikkelbare gedeelte was in overeenstemming met Noll op de buitenlaag van het protoplasma gevallen, juist op grond van haar veronderstelde onbewegelijkheid tegenover de celwand, een onbewegelijkheid, die noodig geacht werd voor de perceptie van de *richting* van de zwaartekracht.

Het was nu eene noodzakelijk geworden uitbreiding der hypothese, de gevoelige buitenlaag als verschuifbaar te beschouwen. Men zou zich nu kunnen voorstellen, òf dat de geheele buitenlaag verschuifbaar was ten opzichte van de celwand, dan wel dat er zich, tusschen de buitenlaag en het korrelig protoplasma, een afzonderlijk prikkelbare en verschuifbare laag bevindt. Tenslotte leiden beide opvattingen evengoed tot hetzelfde doel; wanneer intusschen de laatste gekozen werd, geschiedde dit uitsluitend, omdat deze voorstellingswijze eenvoudiger besprekingen toelaat. De afzonderlijke percipieerende laag ontving den naam van het „statisch apparaat".

Het moet als een voordeel beschouwd worden, dat bij deze hypothese in de statocyste *twee* bewegelijke deelen aangenomen worden; want terwijl, volgens Noll, de statocyste slechts in één enkelen stand in rust verkeert, kan na een verschuiving van het statisch apparaat, door middel van het nieuwe schema elke richting voor haar een ruststand zijn.

Om het nieuwe schema beter voor te kunnen stellen, zullen wij hier ook de afbeelding overnemen, die Janse[1]) van de schematische statocyste geeft (fig. 1), waarbij *z* de celwand, *sa* het statisch apparaat en *s* den statolith voor moet stellen. De ongelijke dikte van de lijn, die het statisch apparaat aangeeft, dient uitsluitend om het plaatselijk verschil in prikkelbaarheid van dit apparaat aan te duiden.

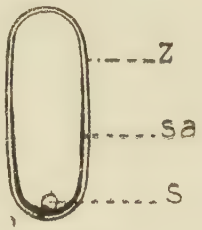

Fig. 1.

Tot betere voorstelling van bewegingen in de ruimte heeft Janse bovendien een klein model van de statocyste doen vervaardigen. Het bestaat uit een glazen gesloten omwentelings-ellipsoide, waarvan de lengteas 6—7 cm lang is. Deze stelt de geheele *statocyste* voor, terwijl een kwikdruppel er binnen den *„statolith"* voorstelt. Aan de eene zijde is een glazen steel aangesmolten, die geschoven kan worden in een gemakkelijk buigbare stalen spiraal. Het geheel kan zoo schematisch een beweegbaar plantendeel voorstellen met een enkele statocyste, waarmede de meest verschillende bewegingen uitgevoerd kunnen worden.

De kromming van den steel en het verschuiven van den kwikdruppel hangen uit den aard der zaak volkomen en wederkeerig van elkaar af: want een bepaalde kromming van den steel doet den druppel altijd weer denzelfden weg afleggen, terwijl omgekeerd, als men den kwikdruppel een bepaalden weg laat afleggen, de spiraal steeds dezelfde kromming moet maken.

Het *„statisch apparaat"*, dus de verschuifbare prikkelgevoelige laag, kan in genoemd model niet worden aangegeven. Men kan zich echter daarbij zoo helpen, dat men buiten op het glasmodel de ligging van de meest gevoelige plaats van het statisch apparaat aangeeft door het opplakken

[1]) Flora 1928, Bd. 123, p. 239.

van een papierschijfje. Volgens de hypothese moet dan het model als in rust zijnde worden beschouwd, als de plaats van den kwikdruppel juist met die van het papierschijfje samenvalt.

In de hier gebezigde figuren is de ligging der gevoeligste plaats op eenigszins eenvoudiger wijze aangegeven, zooals ook reeds door Janse geschiedde, en wel door de ruimte tusschen de 2 lijnen, die de statocyste omgeven, over een klein gedeelte, het middenveld aanduidend, aan te vullen. Zoo stelt dan de bijgaande *Fig. 2* een verticaal stengeldeel voor, dat in rust verkeert.

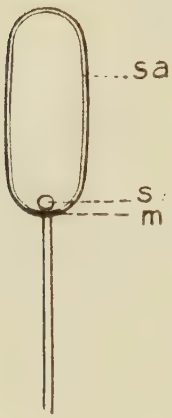

Fig. 2.

Reeds de verschuiving van het middenveld maakt, volgens de hypothese, dat het plantendeel niet meer in rust is en door kromming een nieuwe evenwichtsstand moet opzoeken.

Het is nu, door aan te nemen, dat het licht in staat is, een verplaatsing van het middenveld in de eene of in de andere richting te veroorzaken, dat Janse meent, tot een nieuwe verklaring der heliotropie te kunnen geraken.

Bijgaande *Fig. 3* kan duidelijk maken, op welke wijze dit voorgesteld kan worden.
op welke wijze dit voorgesteld kan worden.

In *a* ligt de statolith op de meest prikkelbare plaats: de statocyste en dus het geheele orgaan zou dan volgens de hypothese in evenwicht zijn in betrekking tot den zwaartekrachtprikkel. Wordt nu, als in *b*, het middenveld door het licht zijdelings verschoven, naar het licht toe, dan is het plantendeel niet meer in rust, maar keert weer in een nieuwen ruststand terug, als het zich ombuigt op de wijze, zooals in *c* aangegeven, m.a.w. de stengel moet een positief-heliotropische beweging uitvoeren.

Wanneer deze opvatting, dat n.l. het licht een verandering teweeg brengt in het zwaartekrachtzintuig, juist is, dan moet dit ook experimenteel aangetoond kunnen worden. Wanneer omgekeerd eenzijdig belichte stengels zich op andere wijze gedragen als niet eenzijdig belichte, zal dit een aanwijzing zijn, dat inderdaad het licht een zekeren invloed heeft uitgeoefend op den aard der inwerking van de zwaartekracht, dus op de inwendige constructie van het zwaartekrachtorgaan, de statocyste.

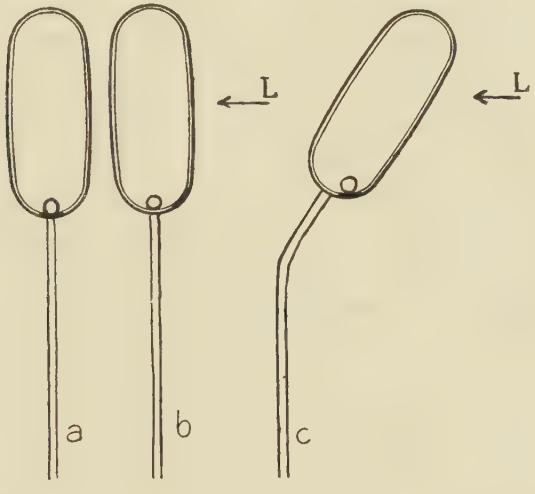

Fig. 3.

Het doel van de hieronder beschreven proeven was de juistheid dezer gevolgtrekking aan de plant te toetsen.

Door deze proeven zullen wij dus trachten, vogende vragen te beantwoorden:

I. Is de zwaartekrachtprikkel inderdaad noodig voor het tot stand komen van de heliotropische kromming?

II. Is het mogelijk experimenteel aan te toonen, dat de zwaartekrachtreactie verandert door voorafgaande eenzijdige lichtinwerking?

De eerste vraag is dus van meer algemeenen aard, terwijl de tweede meer bepaald op de positief- en negatief-heliotropische bewegingen betrekking heeft.

HOOFDSTUK I.

EXPERIMENTEEL GEDEELTE.

a. MATERIAAL.

Het materiaal dat voor de hieronder beschreven proeven diende, bestond in de eerste plaats uit kiemplanten van *Raphanus sativus, Helianthus annuus, Sinapis alba, Lupinus luteus* en *Avena sativa*. De uitgezochte zaden hiervan werden in vierkante zinken bakjes uitgezaaid. De kiemplantjes werden voor de proef gebruikt, als de plantjes een lengte bereikt hadden van omstreeks 4—5 cm. De onderzoekingen hebben dus feitelijk uitsluitend betrekking op de heliotropische verschijnselen van de hypocotyle as der genoemde planten en van de coleoptielen van *Avena*. Bovendien werden gebruikt voor de proevenreeks I bloeiende planten van *Linaria Cymbalaria*, die in potten uitgezaaid waren.

Het was oorspronkelijk de bedoeling, deze proeven ook uit te breiden over negatief-heliotropische verschijnselen, hoewel deze in de natuur feitelijk slechts zeer zelden voorkomen. Zoo geeft S a c h s n.l. op, dat de kiemplantjes van *Tropaeolum* zich negatief heliotropisch zouden krommen, eveneens de jonge takken van *Hedera Helix*. Vele schrijvers vermelden, weliswaar, de aangehaalde voorbeelden van S a c h s, doch slaagden er niet in, negatieve heliotropie hierbij aan te toonen. Evenmin is het mij gelukt, bij genoemde planten negatieve krommingen waar te nemen. *Tropaeolum* kromde zich steeds zeer duidelijk positief, terwijl de afgesneden *Hedera*-takken zich ten eenen male onverschillig toonden tegenover lichtwerking.

Enkele malen werden ook volwassen planten, die duidelijk positieve heliotropie vertoonden, voor de onder hoofdstuk II beschreven proeven gebruikt, b.v. *Coleus* en *Justicia*. Zij reageerden echter zoo uitermate langzaam, dat zij voor onze proeven ongeschikt bleken.

b. PROEVEN.

1. PROEVENREEKS I.

De eerste vraag die wij stelden, was deze:

Is de zwaartekrachtprikkel noodig voor het tot stand komen der heliotropische krommingen?

Deze vraag was allereerst van belang, omdat, wanneer de heliotropische reactie op een verandering der zwaartekrachtperceptie berust, het in de eerste plaats noodig is, dat het orgaan, op welke wijze dan ook, geprikkeld wordt.

Men zou dus, om deze vraag te kunnen beantwoorden, den zwaartekrachtprikkel moeten uitschakelen en onderzoeken, of ook dan nog de heliotropische kromming op de normale wijze plaats heeft.

PROEF 1; 24 JUNI 1928.

Vier bakjes met kiemplantjes van *Raphanus sativus* werden 's morgens om 9 uur rechtop op den klinostaat gezet voor een noordvenster en om een vertikale as gewenteld, met het doel, ze geheel recht te doen worden. De kamertemperatuur was 19° C.

25 Juni 1928. Om 4 uur n.m. werden de bakjes met de nu volkomen rechte kiemplantjes door zwart papieren omhulsels (P), omgeven en daarna liggend op de, nu om een horizontale as draaiende schijf van den klinostaat bevestigd. De schijf met de bakken was naar het licht toegekeerd zoodat de opstelling was, als door bijgevoegde schets

(Fig. 4) wordt voorgesteld; het pijltje geeft de richting van het invallende licht aan.

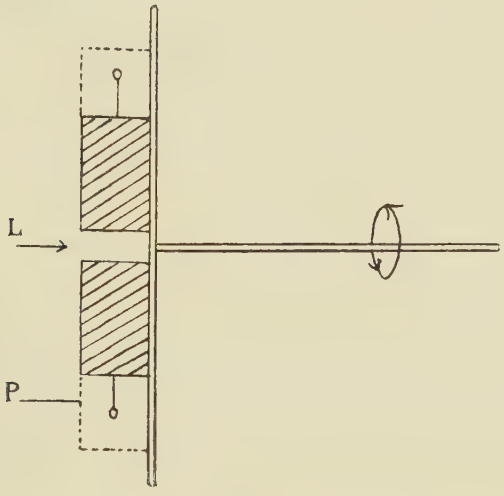

Fig. 4.

Den volgenden morgen werden te 9 u 35′ van alle bakjes de zwarte omhulsels verwijderd, zoodat de plantjes nu, al draaiende, aan eenzijdig licht, dat steeds in dezelfde richting inwerkte, werden blootgesteld.

De bakjes A 1, A 2, A 3, elk met 3 kiemplanten, bleven op den klinostaat om de horizontale as ronddraaien, het vierde bakje, B, met slechts één kiemplantje, werd er af genomen en als controle naast den klinostaat gezet, op gelijke hoogte en op denzelfden afstand van het venster als de drie draaiende bakjes.

Een aanwijsnaald werd bij een der planten in B geplaatst, om ook het begin der kromming dadelijk te kunnen waarnemen.

Te 10 u 20′ begon de plant in het controlebakje B zich positief heliotropisch te krommen, dus ± 45′ na het begin der eenzijdige belichting.

Bij de 9 proefplanten in de bakjes A 1, A 2 en A 3 trad het begin der kromming op:

van plant 1 na 81′, dus na bijna 2 × den tijd der controleplant.
„ „ 2 „ 105′, „ „ ruim 2 × „ „ „ „
„ „ 3 „ 105′, „ „ „ 2 × „ „ „ „
„ „ 4 „ 110′, „ „ „ 2 × „ „ „ „
„ „ 5 „ 121′, „ „ bijna 3 × „ „ „ „
„ „ 6 „ 125′, „ „ „ 3 × „ „ „ „
„ „ 7 „ 127′, „ „ „ 3 × „ „ „ „
„ „ 8 „ 145′, „ „ ruim 3 × „ „ „ „
„ „ 9 „ 235′, „ „ „ 5 × „ „ „ „

Dus gemiddeld kromden zich de proefplanten na 128′, welke tijd dus bijna driemaal langer was dan bij de controleplant B.

PROEF 2; 18 JULI 1928.

Twee bakjes, A en B, met kiemplantjes van *Helianthus annuus*, van een lengte van 4 cm, werden te 4 u 00′ n.m. rechtop op de schijf van een klinostaat gezet, welke voor een noordvenster stond en om een vertikale as draaide. Den volgenden dag werd het bakje A liggend bevestigd op de schijf van den klinostaat, welke schijf nu wederom draaide om een horizontale as, die loodrecht stond op het raam. Het geheel werd daarna in het donker geplaatst onder een stolp van zwart papier. Het andere bakje B werd op den vertikaal draaiende klinostaat gelaten, doch werd eveneens in 't donker geplaatst.

Den 20ᵉⁿ Juli 9 u 28′ werden de stolpen van A en B verwijderd. A bleef op den, om een horizontale as draaiende, klinostaat bevestigd. De schijf van den klinostaat stond naar het raam toegekeerd, de proefplantjes ontvingen dus éénzijdig licht, evenals bij proef 1. B werd van den vertikaal draaienden klinostaat afgenomen en op gelijke hoogte als A

en op denzelfden afstand van het venster naast den horizontaal draaienden klinostaat geplaatst als controle; bij één der plantjes van B werd een aanwijsnaald geplaatst.

Te 10 u 10′ begon de controleplant in bak B te krommen, dus na 42′; te 1 u 30′ begon de proefplant in A te krommen, dus 242′ na het begin der eenzijdige belichting, dus nu na bijna 6 maal langeren tijd als de controleplant noodig had.

PROEF 3; 21 JULI 1928.

Twee bakjes, A en B, met kiemplantjes van *Helianthus annuus*, ± 5 cm lang, werden rechtop op de om een vertikale as draaiende schijf van den klinostaat gezet, die op dezelfde plaats stond als bij proef 2. De bakjes werden geheel met zwart papieren omhulsels omgeven.

Den 22en Juli te 10 u 00′ werden beide bakjes liggend op de schijf van den klinostaat gebonden, dien men liet draaien om een horizontale as, ook nu naar het raam gericht.

Te 12 u 00′ werden de omhulsels van de bakjes verwijderd. Het bakje A bleef draaien om de horizontale as, het bakje B werd op gelijke hoogte met A en op denzelfden afstand van het raam, naast A gezet, als controle. Een aanwijsnaald werd bij één der planten in B geplaatst.

De controleplant begon in B te 12 u 47′ te krommen, dus na 47′.

In bak A begon

plant	1	na	95′,	dus	na	± 2 ×	langeren	tijd
,,	2	,,	95′,	,,	,,	± 2 ×	,,	,,
,,	3	,,	132′,	,,	,,	± 3 ×	,,	,,
,,	4	,,	270′,	,,	,,	± 6 ×	,,	,,

dus gemiddeld na 171′, of ruim 3½ × meer tijd als de controleplant.

PROEF 4, 18 JULI 1928.

Deze proef werd op dezelfde wijze opgesteld als de onder 1 beschreven, met 2 bakjes, A en B, elk met één kiemplantje van *Lupinus sativus,* die ± 5 cm lang waren.

Te 11 u 15′ werden de zwarte omhulsels verwijderd, bak A met de proefplanten bleef op den om een horizontale as ronddraaiende klinostaat, bak B werd er als controle naast gezet.

In bak B begon de controleplant zich te krommen te 11 u 45′, dus na 30′, in bak A kromde de proefplant zich te 12 u 30′, dus na 75′, dus na 2½ × langer tijd dan de controleplant.

PROEF 5; 19 JULI 1928.

Deze proef werd op dezelfde wijze opgesteld als die onder 1 beschreven, maar met ± 4 cm lange kiemplantjes van *Sinapis alba;* de proef begon te 10 u 30′.

Den 20en Juli te 9 u 30′ werd in het zwarte omhulsel, waarmee het bakje A omgeven was op dezelfde wijze als bij proef 1, aan de naar het raam toegekeerde zijde een venstertje geknipt, zóó, dat de proefplantjes, die op den horizontaal draaienden klinostaat bleven staan, door dit venstertje van één zijde licht ontvingen.

Bak B werd van den om een horizontale as draaienden klinostaat afgenomen en naast A geplaatst, na het omhulsel verwijderd te hebben.

In bakje B begon de controleplant te krommen te 9 u 50′, dus na 20′; in bakje A trad daarentegen in 't geheel géén kromming op, hoewel de proef nog den geheelen dag duurde. Bij deze proef had dus het uitschakelen der zwaartekrachtprikkeling de heliotropische kromming inderdaad bijna geheel doen uitblijven.

PROEF 6; 23 JULI 1928.

Ook deze proef werd op dezelfde wijze opgesteld als onder 1 beschreven, maar met ± 4 cm lange kiemplantjes van *Helianthus annuus*.

Te 2 u 00′ werd eveneens in het zwart papieren omhulsel van bak A een venstertje geknipt, waardoor de om een horizontale as draaiende proefplanten eenzijdig daglicht ontvingen; bak B diende op dezelfde wijze als vroeger, als controle.

In bakje B begon de controleplant te 2 u 20′ te krommen, dus na 20′, in bakje A begon de kromming der proefplant daarentegen eerst te 4 u 00′, dus na 120′, of na 6 × langer tijd als de controleplant.

PROEF 7; 10 JUNI 1929.

De proef werd wederom op dezelfde wijze ingesteld als onder 1 beschreven, met kiemplantjes van *Helianthus annuus*. Zij begon 9 Juni te 10 uur.

Den 10en Juni te 10 u 10′ werden de omhulsels van de bakken verwijderd. Bakje A werd op den om een horizontale as draaiende klinostaat gelaten, bakje B werd op de beschreven wijze naast A gezet als controle.

In bakje B begon de controleplant te 10 u 50′ te krommen, dus na 40′, in bakje A begon de proefplant te 11 u 55′ te krommen, dus na 105′ of ruim 2½ × den tijd, die de controleplant er voor noodig had.

Samenvattend was dus door de draaiing van de plantjes om een horizontale as, liggend op de schijf van den klinostaat, de heliotropische kromming bij alle proefplantjes achtereenvolgens omstreeks 3, 6, 3½, 2½, 6 en 2½ maal vertraagd. In proef 5, met *Sinapis*, trad zelfs in 't geheel geen heliotropische kromming op.

Uit de resultaten dezer proeven blijkt dus, dat, wanneer men met behulp van den klinostaat het effect van den zwaartekrachtprikkel zooveel mogelijk tracht te voorkomen, de heliotropische kromming een zeer belangrijke vertraging ondergaat.

Al gelukte het dus niet in alle gevallen door uitschakeling van den zwaartekrachtprikkel de heliotropische kromming geheel te verhinderen, zoo toont de steeds optredende sterke vertraging der reactie toch zeker aan, dat er tusschen beiden een zeer nauw verband moet bestaan, terwijl de mogelijkheid blijft bestaan, dat het misschien door een andere proefopstelling gelukken kan, ook bij die planten het doel volkomen te bereiken, zooals dit inderdaad bij de proef met *Sinapis* geschiedde.

Gelijksoortige proeven als hier boven beschreven zijn, werden ook uitgevoerd met bloeiende planten van *Linaria Cymbalaria*. Deze plant scheen te meer aangewezen, om een duidelijk resultaat op te leveren, omdat de jonge bloemstelen positief, die der bestoven bloemen daarentegen negatief heliotropisch zijn. Deze proeven leverden echter in 't geheel geen resultaat op en wel omdat op den klinostaat de jonge bloemen zich in 't geheel niet openden, doch spoedig afstierven. Wellicht toont dit wederom de juistheid van de door J a n s e [1]) uitgesproken onderstelling, dat de zwaartekrachtprikkel een der oorzaken van den normalen lengtegroei uitmaakt.

2. PROEVENREEKS II.

De tweede groep van proeven werd ingesteld met het doel de vraag te beantwoorden, of stengels, die den éénzijdigen invloed van het licht ondergaan hebben, zich op andere wijze tegenover de zwaartekracht gedragen, als niet belichte.

[1]) J. M. J a n s e, Reizwirkung bei Rektipetalität und bei senkrechtem Wachstum, 1922, Jahrb. f. w. Bot., Bd. 61, p. 602.

Neemt men de nieuwe hypothese aan, dan kan vooraf nagegaan worden, op welke wijze de proefplaat zich moet gedragen, en zoo werden alle deze proeven dan ook eerst theoretisch geconstrueerd en eerst daarna experimenteel gecontroleerd, waardoor hun bewijskracht dus zeer vergroot wordt.

Reageerden die kiemplantjes dan principieel verschillend, dan mocht daaruit besloten worden, dat het licht inderdaad iets in het zwaartekrachtapparaat gewijzigd had.

De opstelling van zoodanige proeven kon op verschillende wijze geschieden.

Drie methoden werden door mij uitgevoerd, hier onder de proevenreeksen II A, B en C beschreven.

Hoe de uitkomsten van deze proeven op grond der nieuwe hypothese konden worden voorspeld, wordt in hoofdstuk II nader uiteengezet.

Proevenreeks II A.

PROEF 1; 24 MEI 1928.

De uitvoering der proeven van de eerste serie geschiedde op zoodanige wijze, dat een volkomen vertikaal gegroeide plant geplaatst werd zoo dicht mogelijk naast en evenwijdig met het, eveneens rechte, topgedeelte van een geheel gelijke, andere plant, die heliotropisch gekromd was en haar eindstand bereikt had.

PROEF 1; 24 MEI 1928.

Een zinken bakje, β, met kiemplanten van *Raphanus sativus.* die een lengte van $\pm$ 5 cm hadden, werd onder een groote zwart papieren stolp geplaatst, zóó, dat ze door een vierkante opening in den stolp eenzijdig licht kregen van een noordvenster, dat zich op $\pm$ 2 M. afstand bevond.

Na ± 40′ begonnen de plantjes zich positief heliotropisch te krommen. Toen de kromming na eenigen tijd tot stilstand gekomen was, hetgeen door den zijdelings opgestelde kathetometer gecontroleerd werd, werd een ander bakje, α, met volkomen rechte kiemplanten van dezelfde soort en dezelfde grootte, naast bakje β gezet, en wel zoo, dat één der rechte planten, A, evenwijdig kwam te staan met de heliotropisch overgebogen top van één der gekromde planten in bak β, die met B aangeduid zal worden. De toppen van beide plantjes bevonden zich dus nu onder volkomen gelijke omstandigheden, zoowel wat belichting als wat de richting der zwaartekracht betreft. Bij A en B werden aanwijsnaalden gezet.

Te 9 u 40′ was B heliotropisch gekromd en tot stilstand gekomen en werd bakje α naast bakje β gezet op de beschreven wijze, zooals in Fig. 5 is aangegeven.

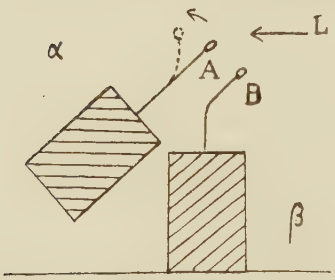

Fig. 5.

Te 10 u is in beide bakjes de toestand der planten nog onveranderd.

11 u 40′ begint de proefplant A zich omhoog, dus van het licht af, te krommen, terwijl B geen standverandering vertoont.

Te 1 u 45′ is A reeds ± 12 mm van de naald verwijderd, van 't licht af gekromd.

De controleplant B staat nog onveranderd.

Tot 2 u 30′ blijft A in dezen toestand. Naast A werd nu een tweede aanwijsnaald gezet.

De controleplant B staat nog onveranderd.

Te ± 3 u begon A zich nu naar het licht toe te krommen.

B staat nog steeds onveranderd.

Te 4 u is A ± 4 mm van de 2e aanwijsnaald weggekromd, steeds naar het licht toe

Daar deze laatste kromming van plant A in een hoogere zone der plant optreedt, verkrijgt het hypocotyl daardoor een S-vormige kromming.

Controleplant B staat nog altijd in haar oorspronkelijken stand.

Deze proef toont dus aan, dat de rechte plant A zich omhoog kromt, dus van het licht af, niettegenstaande zij aan éénzijdig licht is blootgesteld, terwijl de gekromde plant B niet van stand verandert. Eerst na ruim 5 uur begint A eveneens op den lichtprikkel te reageeren.

De beschreven proef werd nog vele malen herhaald, steeds met dezelfde uitkomsten; de anderen kunnen daarom hier op meer beknopte wijze beschreven worden.

PROEF 2; 19 OCTOBER 1928.

Te 7 u 00′ 's morgens werd de proef ingesteld op de onder 1 beschreven wijze, met kiemplantjes van *Raphanus sativus*, die een lengte hadden van ± 5 cm. De proefplanten zullen A, de controleplanten B genoemd worden.

Te 10 u 20′ werd naast de positief heliotropisch gekromde controleplant B, die haar eindstand tegenover het licht bereikt had, en evenwijdig daarmede de rechte proefplant A geplaatst. Bij den top van beide planten werden nu aanwijsnaalden gezet, teneinde het begin der krommingen duidelijk te kunnen waarnemen.

Te 11 u 30′ (dus na 1 u 10′) begon de proefplant zich van de naald weg te krommen, en wel naar omhoog, dus van het licht af.

B bevindt zich nog steeds in denzelfden stand.

Te 3 u 30′ kromde B iets van de naald ter zijde.

A stond ± 4 mm van haar naald af, van 't licht weggekromd.

PROEF 3; 6 NOVEMBER 1928.

Voor de proef werden gebruikt kiemplanten van *Helianthus annuus,* die een lengte hadden van ± 5 cm.

Te 2 u 10′ werd naast de positief heliotropisch gekromde controleplant B de rechte proefplant A gezet, op de onder proef 1 beschreven wijze. Bij beide planten werden aanwijsnaalden geplaatst.

Te 2 u 50′ begon A van de naald af te krommen, dus van 't licht af, omhoog.

B stond nog onveranderd.

Te 3 u 55′ is A nog sterker van het licht afgekromd.

B staat nog onveranderd.

Te 4 u 20′ heeft A nog denzelfden stand als hiervoor. Er wordt een 2e naald bijgeplaatst.

B staat nog onveranderd.

Te 4 u 45′ begon A van de 2e naald weg te krommen, nu naar 't licht toe.

B staat nog onveranderd.

7 November 's morgens: de proefplant A is S-vormig gekromd.

PROEF 4; 13 NOVEMBER 1928.

Als proefplanten werden gebruikt kiemplanten van *Raphanus sativus,* die een lengte van ± 5 cm hadden.

Te 2 u 15′ werd naast de positief heliotropisch gekromde controleplant B de rechte proefplant A gezet op de beschreven wijze.

Bij beide planten werden aanwijsnaalden geplaatst.

Te 3 u 00′ begon A van het licht af te krommen.

B staat nog onveranderd.

Te 3 u 45′ stond A ± ½ cm van de naald af, van 't licht weggekromd.

B staat nog onveranderd.

PROEF 5; 12 DECEMBER 1928.

Als proefplanten werden gebruikt kiemplanten van *Raphanus sativus*, die ± 4 cm lang waren.

Te 1 u 30′ werd naast de positief heliotropisch gekromde controleplant B de rechte proefplant A gezet op de beschreven wijze.

Te 2 u 05′ begon A van de naald en van het licht af te krommen, dus omhoog.

De controleplant B staat nog onveranderd.

Te 3 u 30′ was de proefplant A ± 8 mm van de naald en van 't licht weg, omhoog gekromd.

B bevond zich nog in denzelfden stand.

Te 4 u vinden we bij beide planten denzelfden toestand als hiervoor. Nu werd bij A een 2e aanwijsnaald geplaatst.

Te 4 u 10′ begon A van deze naald af te krommen, doch nog steeds in de vorige richting, dus van het licht af.

B staat nog onveranderd.

Te 4 u 30′ staat de proefplant A ± 2 mm van de 2e naald en is nog verder van het licht af gekromd.

B staat nog onveranderd.

Te 5 u bevindt zich A nog in denzelfden stand als hiervoor; nu werd er een 3e naald bijgeplaatst.

B staat nog onveranderd.

Te 5 u 15′ begon A van de 3e naald af, doch nu naar het licht toe te krommen en wordt dus S-vormig.

B bevindt zich nog in denzelfden stand.

13 December: de plant A is nog steeds S-vormig gekromd.

PROEF 6; 17 DECEMBER 1928.

Als proefplanten werden wederom gebruikt kiemplanten van *Raphanus sativus*, die een lengte van ± 4 cm hadden.

Te 1 u 30′ werd naast de positief heliotropisch gekromde controleplant B de rechte proefplant A gezet, op de reeds eerder beschreven wijze.

Te 2 u 18′ begon A van de naald en het licht af te krommen.

B bevond zich nog in denzelfden stand.

Te 3 u 10′ stond A ± 1 cm van de naald afgekromd, naar omhoog, dus van het licht af.

B stond nog onveranderd.

PROEF 7; 16 MEI 1929.

Als proefplanten dienden kiemplanten van *Raphanus sativus*, die ± 5 cm lang waren.

Te 10 u 30′ werd naast de positief heliotropisch gekromde controleplant B de rechte proefplant A gezet.

Te 11 u 30′ was er bij geen van beide planten eenige verandering te zien.

Te 1 u 30′ begon A van de naald en van het licht af te krommen, omhoog.

Te 2 u 30′ stond A ± 5 mm van de naald en van 't licht afgekromd.

B bevindt zich nog steeds in denzelfden stand.

Te 3 u 00′ is A nog meer van het licht afgekromd.

B staat nog in denzelfden stand.

Te 3 u 35′ werd bij A, die haar eindstand bereikt heeft, zooals met behulp van den kathetometer geconstateerd werd, een 2e naald geplaatst.

B staat nog onveranderd.

Te 4 u 00′ bevinden zich beide planten in denzelfden stand als hiervoor.

Te 4 u 45′ begon A van de 2e naald weg te krommen, doch nu naar het licht toe, en begint daardoor den S-vorm aan te nemen.

PROEF 8; 23 MEI 1929.

Als proefplanten dienden kiemplanten van *Raphanus sativus*, 5 cm lang.

Te 9 u 45′ werd naast de positief heliotropisch gekromde

controleplant B de rechte proefplant A geplaatst, op de beschreven wijze.

Te 11 u 05′ begon de proefplant A van de naald en van het licht weg te krommen.

Controleplant B bevond zich nog in denzelfden stand.

Te 1 u 45′ staat A ± 8 mm van de naald en van 't licht weg, dus omhoog gekromd.

B bevindt zich nog in denzelfden stand.

PROEF 9; 28 MEI 1929.

Als proefplanten werden gebruikt kiemplanten van *Raphanus sativus,* die een lengte van 5 cm hadden.

Te 9 u werd naast de positief-heliotropisch gekromde controleplant B de rechte proefplant A gezet, op de beschreven wijze.

Te 10 u 25′ begon de proefplant A omhoog en van het licht af te krommen.

De controleplant B staat nog onveranderd.

Te 11 u 35′ is A nog verder van de naald en het licht afgekromd. De top staat nu ± 12 mm van de naald af.

B staat nog onveranderd.

Te 1 u 45′ bevindt zich A nog in denzelfden stand als hiervoor. Nu werd er een 2e naald bijgezet.

B staat nog onveranderd.

Te 2 u 45′ was A al een weinig van de 2e naald weggekromd, doch nu naar 't licht toe.

B staat nog onveranderd.

Te 4 u 30′ heeft de proefplant A een duidelijk S-vormige kromming aangenomen.

B is nog steeds onveranderd.

PROEF 10; 30 MEI 1929.

Als proefplanten werden wederom gebruikt kiemplanten van *Raphanus sativus,* die een lengte van 5 cm hadden.

Te 9 u 30′ werd naast de positief heliotropisch gekromde

controleplant B en evenwijdig met haar topgedeelte, de rechte proefplant A geplaatst.

Te 10 u 20′ begon de proefplant A zich omhoog en van het licht af te krommen, ook de controleplant B is nog iets meer naar 't licht toe gekromd; zij had dus blijkbaar den ruststand nog niet geheel bereikt.

Te 11 u 05′ staat A ± 4 mm van de naald af gekromd.

B is verder onveranderd blijven staan.

Te 12 u is A nog verder van het licht afgekromd, zij staat nu ± 6 mm van de naald af.

B staat nog onveranderd.

Te 1 u 45′ schijnt A haar eindstand bereikt te hebben; zij is over de verticaal heen gekromd. Er wordt nu een 2e naald bijgezet.

B staat nog onveranderd.

Te 2 u 50′ begon A van de 2e naald af te krommen, doch nu in tegenovergestelde richting, dus naar 't licht toe.

B staat nog onveranderd.

Te 4 u heeft de proefplant A teruggaande bijna den verticalen stand bereikt.

B staat nog onveranderd.

Op 31 Mei, te 9 u 15′ staat de proefplant A met haar top geheel verticaal, niettegenstaande er sedert 23 u 45′ zijdelings licht op inwerkt, (de nachturen niet mee gerekend). De plant toont dus blijkbaar geen neiging zich positief heliotropisch te krommen.

Op 1 Juni, te 9 u 13′, is de toestand nog steeds dezelfde als den vorigen dag, dus er is geen heliotropische kromming opgetreden.

Teneinde nu na te gaan, of het plantje, dat blijkbaar niet gevoelig was voor lichtprikkel, desniettegenstaande in staat was, op een veranderde zwaartekrachtprikkel te reageeren, werd het te 11 u 30′ horizontaal geplaatst, doch zóó dat de top van het raam afgekeerd was. Bovendien werd voor het

bakje een zwart scherm geplaatst, om het licht grootendeels buiten te sluiten. Tevens werd een aanwijsnaald bij haar top gezet.

Te 1 u 35′, dus na 125′, begon de horizontaal gelegde plant A zich omhoog te krommen, dus negatief geotropisch.

Te 3 u was A ± 4 mm van de naald af omhoog gekromd.

Op 3 Juni, dus twee dagen later, te 9 u 30′ stond A met haar top bijna verticaal.

Het bleek dus, dat het niet-heliotropisch reageerende plantje toch in staat was, hoewel langzaam, geotropisch te reageeren. Hoe dit verklaard kan worden, wordt in hoofdstuk II besproken.

Proevenreeks II B.

In de tweede reeks proeven werd een kiemplantje, nadat het zich heliotropisch gekromd had, 180° gedraaid en wel om het rechte, bovenste gedeelte van den gekromden stengel, als as. Dit rechte gedeelte bleef dus feitelijk op volkomen dezelfde plaats staan, niet alleen ten opzichte van de zwaartekracht, maar ook tegenover het venster.

PROEF 1; 26 OCTOBER 1928.

Als proefplanten dienden ± 3 cm lange kiemplantjes van *Avena sativa*, in 2 bakjes, α en β. Zij werden naast elkaar op een afstand van ± 2 M. van een noordvenster gezet bij een kamertemperatuur van 19° C. Na eenigen tijd kromden zij zich positief heliotropisch. Eenigen tijd nadat zij hun evenwichtsstand bereikt hadden werd, te 11 u 30′ bakje α zóó geplaatst, dat

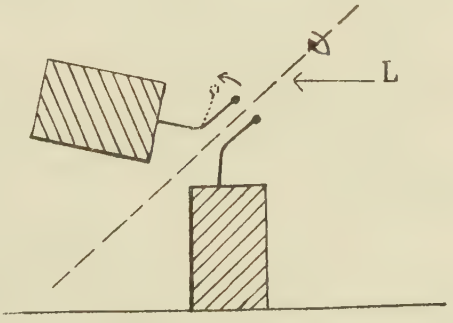

Fig. 6.

een der positief heliotropisch gekromde plantjes 180° gedraaid waren om het topgedeelte als as (Fig. 6 maakt de opstelling der proef duidelijk). Bakje β werd in denzelfden stand gelaten.

Bij een der plantjes in bakje α, A, werd een aanwijsnaald geplaatst en een andere bij een der plantjes, B, in bak β, dat het dichtste bij A stond.

Te 12 u 10′ begon A van het licht af te krommen.

B staat nog onveranderd.

Te 1 u 40′ was A ± 8 mm van het licht weggekromd.

PROEF 2; 31 OCTOBER 1928.

Als proefplanten dienden wederom ± 2 cm lange kiemplantjes van *Avena sativa*.

Te 2 u 15′ werd bak α op de onder proef 1 beschreven wijze over 180° gedraaid, terwijl naast de proefplant A een aanwijsnaald geplaatst werd. Een tweede naald werd gezet bij de controleplant B in bak β, die in den oorspronkelijken stand werd gelaten naast α.

Te 3 u begon de proefplant A van het licht weg te krommen.

Controleplant B staat nog onveranderd.

Te 3 u 40′ was A nog meer van het licht weggekromd.

B staat nog onveranderd.

Te 4 u 30′ staat A ± 1 cm van de naald af, steeds van het licht weggekromd.

B bevindt zich nog in denzelfden stand als bij het begin der proef.

PROEF 3; 10 NOVEMBER 1928.

Als proefplanten dienden ± 5 cm lange kiemplantjes van *Raphanus sativus*, in 2 bakjes, α en β, die op dezelfde wijze opgesteld waren, als bij proef 1 beschreven.

Te 1 u 40′ werd de bak α gedraaid over 180°, als bij proef 1. Naast de proefplant A werd een naald geplaatst.

Bak β werd in denzelfden stand gelaten; naast de controleplant B werd een naald gezet.

Te 2 u 30′ begon A van het licht af te krommen.

B staat nog onveranderd.

Te 3 u 30′ staat A ± 5 mm van de naald af.

B bevindt zich nog in denzelfden stand.

Van 3 u 40′—4 u 10′ trad er geen verandering op in den stand van A. Nu werd er een 2e aanwijsnaald bijgezet.

B bevindt zich nog in denzelfden stand.

Te 4 u 45′ begon A van de 2e naald weg te krommen, doch nu daarentegen naar het licht toe.

B staat nog onveranderd.

Op 11 November v.m. was A S-vormig gekromd, met de hoogste, laatst gevormde, bocht naar het licht toegekeerd.

PROEF 4, 14 DECEMBER 1928.

Als proefplanten dienden kiemplantjes van *Raphanus sativus*, die ± 5 cm lang waren en zich bevonden in de bakjes α en β. Zij werden opgesteld als bij proef 1 beschreven.

Te 1 u 30′ werd bak α gedraaid als bij 1; naast de proefplant A en naast de controleplant B werden aanwijsnaalden geplaatst.

Te 2 u 05′ begon A van het licht af te krommen.

B staat nog onveranderd.

Te 3 u stond A ± 5 mm van de naald af.

B bevond zich nog in denzelfden stand.

Van 3 u 45′—4 u 30′ bleef de stand van A onveranderd. Nu werd er een 2e naald bijgezet.

B stond nog onveranderd.

Te 4 u 50′ begon A van de 2e naald af te krommen, ditmaal naar het licht toe.

B bevond zich nog in denzelfden stand.

Op 15 December te 9 u 30′ stond A nog S-vormig gekromd.

PROEF 5; 29 JANUARI 1929.

Als proefplanten werden gebruikt ± 5 cm lange kiemplantjes van *Raphanus sativus*, die zich in 2 bakjes, α en β, bevonden. De proef werd opgesteld, zooals onder 1 beschreven.

Te 1 u 45′ werd de bak α op de bekende manier, zooals bij 1, gedraaid, bak β bleef in denzelfden stand. Bij de proefplant A in α, en bij de controleplant B in β werden aanwijsnaalden gezet.

Te 3 u 08′ begon A van het licht weg te krommen.

B stond nog onveranderd.

Te 3 u 45′ stond A ± 8 mm van de naald af, van 't licht weggekromd.

B bevond zich nog in denzelfden stand.

Tot 4 u 30′ was bij geen der plantjes eenige verandering in stand zichtbaar.

Nu werd bij A een 2e naald geplaatst.

Te 4 u 42′ begon A van deze 2e naald af te krommen, naar 't licht toe.

B stond nog onveranderd.

Op 30 Januari te 9 u 15′ had A een S-vormige kromming aangenomen.

PROEF 6; 30 JANUARI 1929.

Als proefplanten werden gebruikt kiemplanten van *Raphanus sativus*, die een lengte van 5 cm hadden en zich in 2 bakjes, α en β, bevonden. De proef werd opgesteld, zooals onder proef 1 beschreven.

Te 2 u 27′ werd het bakje α op de bekende manier gedraaid; bak β bleef in denzelfden stand. Naast de proefplant A in α, en de controleplant B in β, werden aanwijsnaalden geplaatst.

Te 3 u 10′ begon A van de naald en het licht weg te krommen.

B stond nog onveranderd.

Te 4 u 25′ stond A ± 6 mm van de naald afgekromd.

B bevond zich nog in denzelfden stand.

Tot 5 u was bij geen der planten eenige verandering in stand te zien.

Nu werd bij A een 2e naald geplaatst.

Te 5 u 20′ begon A van deze naald weg te krommen, nu naar het licht toe.

B stond nog onveranderd.

31 Januari, te 9 u 30′, werd geconstateerd dat A een S-vormige kromming aangenomen had.

PROEF 7; 31 JANUARI 1929.

Als proefplanten dienden 5 cm lange kiemplantjes van *Raphanus sativus,* die zich in 2 bakjes, α en β, bevonden. De proef werd opgesteld, zooals onder 1 beschreven.

Te 2 u 15′ werd bak α gedraaid op de beschreven wijze. Bak β bleef in denzelfden stand. Naast proefplant A in α, en controleplant B in β, werden aanwijsnaalden gezet.

Te 2 u 50′ begon A van de naald en het licht af te krommen.

B stond nog onveranderd.

Te 3 u 40′ stond A ± 7 mm van de naald afgekromd, van het licht weg.

B bevond zich nog steeds in denzelfden stand.

PROEF 8; 2 FEBRUARI 1929.

Als proefplanten werden gebruikt kiemplanten van *Avena sativa,* die ± 3 cm lang waren, en zich in 2 bakjes, α en β, bevonden. De proef werd opgesteld, zooals onder 1 beschreven.

Te 2 u 30′ werd bak α op de bekende wijze gedraaid, bak β bleef in denzelfden stand. Bij de proefplant A in α en de controleplant B in β, werden aanwijsnaalden gezet.

Te 3 u 08′ begon A van de naald en het licht weg te krommen.

Te 4 u 30′ stond A ± 4 mm van de naald afgekromd.

PROEF 9; 4 FEBRUARI 1929.

Als proefplanten werden gebruikt kiemplantjes van *Avena sativa*, die ± 2 cm lang waren en zich in 2 bakjes, α en β, bevonden. De proef was opgesteld, zooals onder 1 beschreven wordt.

Te 2 u 20′ werd bak α op de beschreven wijze gedraaid, bak β bleef in denzelfden stand. Bij de proefplant A en de controleplant B werden aanwijsnaalden geplaatst.

Te 2 u 50′ begon A van het licht weg te krommen.

B bleef onveranderd staan.

Te 4 u 00′ stond A ± 5 mm van de naald verwijderd, van het licht weggekromd.

B stond nog onveranderd.

PROEF 10; 12 FEBRUARI 1929.

Als proefplanten werden gebruikt 2 cm lange kiemplantjes van *Avena sativa*, die zich in 2 bakjes, α en β, bevonden. De proef werd opgesteld, zooals onder 1 beschreven.

Te 2 u 00′ werd bak α gedraaid op de beschrevn wijze. Bak β werd in denzelfden stand gelaten.

Bij de proefplant A en de controleplant B werden aanwijsnaalden gezet.

Te 2 u 40′ begon A van het licht weg te krommen.

B staat nog onveranderd.

Te 4 u 10′ stond A ± 5 mm van de naald af, van het licht weggekromd.

PROEF 11; 15 MAART 1929.

Als proefplanten werden gebruikt ± 5 cm lange kiemplantjes van *Raphanus sativus*, die zich in 2 bakjes, α en β,

bevonden. De proef werd opgesteld, zooals onder 1 beschreven.

Te 1 u 50′ werd bak α op de beschreven wijze gedraaid, bak β werd in denzelfden stand gelaten. Bij de proefplant A en de controleplant B werden aanwijsnaalden geplaatst.

Te 2 u 20′ begon A van het licht weg te krommen.

B stond nog onveranderd.

Te 4 u 00′ stond A ± 12 mm van de naald af, van 't licht weggekromd.

B stond nog onveranderd.

Te 4 u 30′ was er geen verdere verandering in den stand van beide planten gekomen. Nu werd bij A een 2e aanwijsnaald gezet.

Te 5 u 05′ begon A van de 2e naald af te krommen, doch nu naar het licht toe, en nam dus een S-vorm aan.

B stond nog onveranderd.

15 Maart: A is nog steeds S-vormig gekromd.

PROEF 12; 15 APRIL 1929.

Als proefplanten werden gebruikt kiemplantjes van *Raphanus sativus*, die een lengte van 5 cm hadden. De proef werd opgesteld, als bij proef 1 beschreven.

Te 2 u 00′ werd het bakje α op de beschreven wijze gedraaid. Bak β werd in denzelfden stand gelaten. Bij de proefplant A en de controleplant B werden aanwijsnaalden gezet.

Te 2 u 20′ begon A van het licht af te krommen.

B bleef onveranderd.

Te 3 u 45′ stond A ± 8 cm van de naald af, steeds van het licht afgekromd.

B stond nog onveranderd.

Tot 4 u 20′ was geen verdere standsverandering te zien bij A. Nu werd er een tweede naald bij gezet.

B stond nog onveranderd.

Te 4 u 20′ begon A van de 2e naald af te krommen, nu echter naar het licht toe; zij werd dus S-vormig.

B stond nog onveranderd.

16 April, te 9 u 15′ was A S-vormig gekromd.

PROEF 13; 21 JUNI 1929.

Als proefplanten werden gebruikt kiemplantjes van *Raphanus sativus*, die ± 5 cm lang waren en zich in twee bakjes, α en β, bevonden. De proef werd ingesteld op dezelfde wijze, als onder 1 beschreven.

Te 10 u werd bak α op de bekende wijze gedraaid. Bak β werd in denzelfden stand gelaten. Bij de proefplant A in α, en de controleplant B in β, werden aanwijsnaalden gezet.

Te 10 u 36′ begon A van het licht af te krommen.

B stond nog onveranderd.

Te 12 u stond A ± 7 mm van de naald af, van 't licht weggekromd.

B bevond zich nog in denzelfden stand.

Te 1 u 20′ werd een 2e naald bij A geplaatst.

B stond onveranderd.

Te 1 u 40′ begon A van de 2e naald af te krommen, nu echter naar het licht toe.

B stond nog onveranderd.

Te 4 u 30′ was A S-vormig gekromd.

PROEF 14; 19 JUNI 1929.

Als proefplanten dienden kiemplantjes van *Raphanus sativus*, die ± 5 cm lang waren en zich in twee bakjes, α en β, bevonden.

Te 9 u 40′ werd bak α op de onder 1 beschreven wijze gedraaid. Bak β werd in denzelfden stand gelaten.

Bij de proefplant A in α en de controleplant B in β werden aanwijsnaalden gezet.

Te 11 u 15′ begon de proefplant A van het licht weg te krommen.

De controleplant B bevond zich nog in denzelfden stand, als bij den aanvang.

Te 2 u stond de proefplant A ± 10 mm van de naald af, van 't licht weg gekromd.

Tot 3 u was er geen verdere verandering in den stand van A te zien. Nu werd er een 2e naald bij A gezet.

B stond nog steeds onveranderd.

Te 3 u 15′ begon A van de 2e naald af te krommen, doch nu naar het licht toe.

Bij B is nog steeds geen verandering waar te nemen.

Te 5 u was A S-vormig gekromd.

Proevenreeks II C.

De laatste proevenreeks, II C, werd op de volgende wijze ingericht: Kiemplanten, die op den klinostaat om een verticale as gedraaid hadden en volkomen recht opgegroeid waren, werden aan éénzijdig licht blootgesteld. Nadat de kromming afgeloopen en dus de evenwichtsstand bereikt was, werden zij in het donker geplaatst, doch zóó, dat het rechte topgedeelte van het gekromde plantje verticaal stond. De proeven hadden plaats bij kamertemperatuur.

PROEF 1; 13 APRIL 1929 [1]).

Te 7 u werd een bak met ± 4 cm lange, rechte *Raphanus*-kiemplantjes voor een noordvenster geplaatst op een afstand van ± 3 M., bij een kamertemperatuur van 20° C.

Te 9 u 15′ was een sterke positief-heliotropische kromming opgetreden bij alle kiemplantjes. Op den top van een goed

[1]) Deze proef werd reeds door Janse (Flora 1929, p. 129) aangehaald.

gekromde plant, A, werd de kathetometer ingesteld, teneinde te bepalen, wanneer zij haar evenwichtsstand bereikt heeft.

Te 10 u 30′ was A nog sterker gekromd. De top maakte nu met de loodlijn een hoek van 53°, waarna de kromming zich nog verder voortzette, tot 11 u 05′.

Tusschen 11 u 05′—11 u 45′ was er geen verdere verandering in stand te constateeren.

Nu werd, te 11 u 45′, de plant in de donkere kamer geplaatst, zóó, dat het rechte topgedeelte verticaal stond (A′ in Fig. 7). Een aanwijsnaald werd bij den top geplaatst. Het vierkant, getrokken rondom Fig. 7, d—h, duidt aan, dat

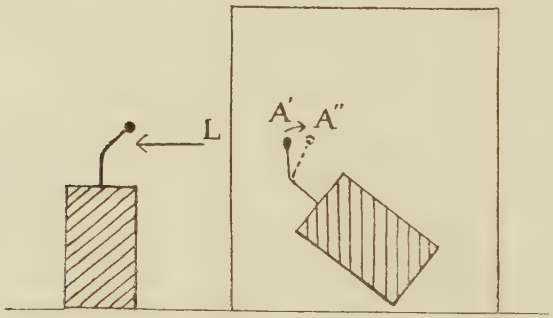

Fig. 7.

de plant zich gedurende dat gedeelte van de proef in een donkere ruimte bevindt.

Te ± 12 u 45′ begon de top van de naald af te krommen, en wel in dezelfde richting als vroeger, d.w.z. naar de zijde, van waar te voren het licht inviel (Fig. 7, A″).

Te 2 u 15′ maakte de top met de loodlijn een hoek van 32°. Nu werd een 2e aanwijsnaald erbij geplaatst.

Te 2 u 30′ begon de top van deze naald af, nu terug te krommen, naar de verticaal toe.

Te 5 u 10′ stond de top verticaal.

Te 5 u 30′ stond hij nog steeds verticaal.

14 April, 9 u was de top een weinig over de verticaal heen gekromd, in dezelfde richting als den vorigen dag om 2 u 30′, maar ging korten tijd later weer terug en nam toen geheel den verticalen stand aan.

PROEF 2; 15 APRIL 1929.

Als proefplant diende hier, evenals bij alle volgende proeven, een kiemplant van *Raphanus sativus,* die een lengte van ± 5 cm had.

Te 2 u 00′ werd de proefplant, die onder eenzijdige lichtinvloed sterk gekromd was, in 't donker geplaatst, met haar rechte top verticaal. Een aanwijsnaald werd erbij geplaatst.

Te 2 u 26′ begon de plant van de naald weg te krommen, ook nu in dezelfde richting als vroeger, toen zij nog in het licht stond.

Te 4 u werd bij den top, die nu met de loodlijn een hoek van 30° maakte, een 2e naald gezet.

Te 4 u 20′ begon de top terug te krommen, van de 2e naald af, naar de loodlijn toe.

16 April 's morgens stond de top weer geheel verticaal.

PROEF 3; 17 APRIL 1929.

Te 2 u 10′ werd een onder eenzijdigen lichtinvloed positief-heliotropisch gekromde kiemplant in 't donker gezet, met haar top verticaal, en een aanwijsnaald er bij geplaatst.

Te 3 u 15′ was de top ± 3 mm van de naald weg gekromd, in dezelfde richting als vroeger, toen de éénzijdige lichtinvloed nog werkte.

18 April stond de top weer geheel verticaal.

PROEF 4; 19 APRIL 1929.

Te 10 u 00′ werd een onder eenzijdigen lichtinvloed positief-heliotropisch gekromde kiemplant in 't donker gezet, met haar rechte top verticaal.

Te 10 u 30′ begon de kiemplant zich van de naald weg te krommen, in dezelfde richting als vroeger, toen zij nog onder eenzijdigen lichtinvloed stond.

Te 2 u werd bij de nu sterk weggekromde top een 2e naald gezet

Te 2 u 15′ begon het plantje terug te krommen, van de 2e naald af, doch nu weer naar de loodlijn toe.

Te 4 u 45′ stond de top weer verticaal.

PROEF 5; 24 APRIL 1929.

Te 10 u 10′ werd een onder eenzijdigen lichtinvloed positief-heliotropisch gekromde kiemplant in het donker geplaatst, met haar rechte top verticaal, en er naast een aanwijsnaald.

Te 10 u 25′ was de plant reeds iets van de naald weggekromd, in dezelfde richting als vroeger, toen zij nog onder eenzijdigen lichtinvloed stond.

Te 1 u 25′ werd een 2e aanwijsnaald bij den top gezet; waarschijnlijk was de plant toen echter reeds begonnen zich terug te krommen, naar de verticaal toe.

Te 1 u 30′ had de top zich van deze naald verwijderd, in de richting naar de loodlijn toe.

Te 4 u 29′ stond de top weer verticaal.

PROEF 6; 25 APRIL 1929.

Te 11 u 30′ werd een onder eenzijdigen lichtinvloed positief-heliotropisch gekromde proefplant in het donker geplaatst, met haar rechte top verticaal.

Een aanwijsnaald werd erbij geplaatst.

Te 12 u 05′ begon de plant van de naald weg te krommen, in dezelfde richting als vroeger, toen zij nog onder eenzijdigen lichtinvloed stond.

Te 3 u was de plant nog verder gekromd; er werd toen een 2e naald bij den top gezet.

Te 3 u 50′ begon de plant van deze 2e naald weg te krommen, nu echter naar de loodlijn toe.

PROEF 7; 26 APRIL 1929.

Te 11 u 10′ werd de positief-heliotropisch gekromde kiemplant in 't donker gezet, met haar rechte top verticaal. Een aanwijsnaald werd bij den top gezet.

Te 11 u 35′ begon de plant van de naald af te krommen, in dezelfde richting als vroeger, toen zij nog onder eenzijdige lichtinvloed stond.

Te 3 u stond de top ± 7 mm van de naald verwijderd.

Tot 3 u 50′ trad er geen verandering in den stand op. Nu werd er een 2e naald bijgezet.

Te 4 u 15′ begon de plant terug te krommen, naar de loodlijn toe.

27 April stond de top weer verticaal.

PROEF 8; 27 APRIL 1929.

Te 1 u 45′ werd de positief-heliotropisch gekromde kiemplant in het donker geplaatst, met haar recht topgedeelte verticaal.

Een aanwijsnaald werd bij den top geplaatst.

Te 2 u 40′ begon de plant van de naald weg te krommen, wederom in dezelfde richting als vroeger, toen zij nog onder eenzijdigen lichtinvloed stond.

Te 3 u 40′ stond de top ± 8 mm van de naald af.

Te 4 u werd een 2e naald bij den top gezet.

Te 4 u 40′ begon de plant zich van deze naald weg te krommen, naar de loodlijn toe.

28 April stond zij met haar top wederom verticaal.

PROEF 9; 1 JUNI 1929.

Te 9 u 50′ werd de positief-heliotropisch gekromde kiemplant in het donker geplaatst, met haar rechte top verticaal, met een aanwijsnaald er naast.

Te 10 u 30′ begon de plant zich van de naald af te krommen, naar dezelfde zijde, als vanwaar vroeger het licht inviel.

Te 11 u 45′ is de top ± 7 mm van de naald weggekromd.

Te 2 u werd een 2e naald bij den top gezet.

Te 2 u 40′ begon de plant zich van deze naald af te krommen, nu naar de loodlijn toe.

Te 5 u 10′ stond de top bijna verticaal.

PROEF 10; 2 JUNI 1929.

Te 10 u 50′ werd de positief-heliotropisch gekromde kiemplant in het donker geplaatst, met haar rechte top verticaal, met een aanwijsnaald er naast.

Te 11 u 20′ begon de plant van de naald af te krommen, steeds weer in dezelfde richting als vroeger, toen zij nog in het licht stond.

Te 1 u 50′ maakte de top met de verticaal een hoek van 21°. Nu werd er een 2e naald bij den top gezet.

Te 2 u 45′ begon de plant van deze naald af, terug te krommen, naar de loodlijn toe.

3 Juni stond de top weer geheel verticaal.

PROEF 11; 6 JUNI 1929.

Te 11 u werd de positief-heliotropisch gekromde proefplant in het donker geplaatst, met haar rechte top verticaal. Een aanwijsnaald werd er bij gezet.

Te 11 u 40′ begon de plant van de naald af te krommen in dezelfde richting als in het begin der proef, toen zij nog eenzijdig belicht werd.

Te 1 u 45′ stond de plant ± 6 mm van de naald af.

Tot 2 u 10′ trad er geen verandering op. Nu werd er een 2e naald bij den top gezet.

Te 2 u 30′ begon de top terug te krommen, in de richting naar de verticaal toe.

Te 4 u 50′ stond de top ± 5 mm van de loodlijn af.

7 Juni stond de top opnieuw verticaal.

HOOFDSTUK II.

VERKLARING DER PROEVEN.

Na de beschrijving der proeven in het voorgaande hoofdstuk kunnen wij nu er toe overgaan, te trachten, hunne uitkomsten te verklaren, op grond van de vroeger (blz. 13) vermelde hypothese.

De wijze van opstelling van deze proeven was niet het gevolg van andere, vroegere, proeven, maar werd gekozen, nadat eerst was vastgesteld, welke de uitkomsten zouden zijn, die op theoretische gronden verwacht mochten worden.

Hoewel het in de bedoeling lag, het experimenteel onderzoek ook uit te breiden tot negatief-heliotropische plantendeelen, moest dit plan verlaten worden, omdat eenerzijds het aantal van zoodanige plantendeelen zoo uiterst beperkt is (b.v. kiemwortels van *Sinapis*, ranken van *Vitis* en *Ampelopsis*, hypocotyl van *Viscum*), en deze dan nog bovendien zeer ongeschikt zijn voor de hier vereischte proefinrichtingen, anderzijds omdat men over het feit, of bepaalde plantendeelen inderdaad negatief-heliotropisch zijn, niet tot overeenstemming heeft kunnen komen en zij (*Tropaeolum*, *Hedera*) althans bij mijn voorloopige proeven zich positief-heliotropisch gedroegen, zoodat van een onderzoek van deze organen, hoe gewenscht overigens ook, afgezien moest worden.

1. PROEVENREEKS I.

De eerste proevenreeks, die dus antwoord moest geven op de principieele vraag, of voor het tot stand komen van

positieve en negatieve heliotropie een prikkeling door de *zwaartekracht* noodzakelijk was, gaf wel een éénstemmig, maar toch geen volledig antwoord. In hoofdzaak was dit antwoord volkomen éénstemmig, in zooverre als het bleek, dat een zoo groot mogelijke verzwakking van de zwaartekrachtprikkeling steeds een aanzienlijke vertraging van het intreden der heliotropische reactie ten gevolge had. Een volkomen achterwege blijven dezer reactie, ook na vele uren, werd slechts in *één* geval (*Sinapis*, proef 5, blz. 24) verkregen, en deze zou dus als volledig bewijs van de verwachting kunnen opgevat worden. Hierbij moet echter wel in aanmerking genomen worden, dat een volledig bewijs van de onderstelling moet berusten op het *uitblijven* der reactie, en dat het wel mogelijk zou kunnen zijn, dat dit feit daarop berust, dat het gebruikte proefexemplaar, toevalligerwijze, op dat oogenblik niet prikkelbaar was. Slechts meer uitgebreide proevenreeksen kunnen hier definitief uitsluitsel geven.

Intusschen bewijst de zeer aanzienlijke vertraging (2½—6 ×), welke het intreden der heliotropische kromming in alle proeven onderging (als door draaiing op den klinostaat, om een horizontale as, de zwaartekrachtprikkel zooveel mogelijk werd uitgeschakeld), duidelijk, dat er in allen gevalle een innig verband moet bestaan tusschen zwaartekracht- en lichtprikkel, en wel in dien zin, dat verzwakking van den zwaartekrachtprikkel het intreden der heliotropische reactie vertraagt, te meer nog, omdat bij geen enkele proefplant de heliotropische kromming even snel of sneller intrad dan bij de controleplant.

Daartegenover moet men bedenken, dat zelfs algeheele opheffing van den lichtprikkel niet den minsten invloed heeft op de geotropische reactie, zooals reeds voldoende blijkt uit het feit, dat positieve en negatieve geotropie zelfs in volledige duisternis evengoed plaats heeft en even snel optreedt, als in het licht. Hieruit blijkt dus, dat de betrekking die er tusschen zwaartekracht- en lichtprikkel blijkt te bestaan niet weder-

keerig is: de laatste ondervindt den invloed van den eerste, maar de eerste niet van den laatste.

Dat in de beschreven proeven de heliotropische reactie niet geheel uitbleef, zooals verwacht had kunnen worden, kan misschien daaraan toegeschreven worden, dat zelfs met de bij de proeven gebruikte voorzorgen, (langen tijd in volledige duisternis laten wentelen om een horizontale as, vóórdat het licht toegelaten werd) de zwaartekrachtprikkel toch niet volledig opgeheven was. Wellicht dat bij geheel volledige uitschakeling van den zwaartekrachtprikkel de heliotropische kromming geheel achterwege blijft, maar het is nu niet bekend, hoe die volledige uitschakeling met zekerheid bewerkstelligd kan worden.

In alle gevallen wijzen de uitkomsten der proeven er dus zeker op, dat de heliotropische reactie zeer sterk onder den invloed der geotropische prikkeling staat, zoodat de grondslag van onze onderstelling juist blijkt te zijn.

2. PROEVENREEKS II.

Alvorens nu tot de theoretische verklaring der boven beschreven proeven (II A, B, C) over te gaan, moet er allereerst op gewezen worden dat met uitzondering van die enkele proeven, waarbij de proefplantjes niet of niet voldoende reageerden, hetgeen misschien aan de ongunstige maanden, de lage temperatuur of dergl. moet worden toegeschreven, hebben alle proevenreeksen in elk der 3 reeksen (II A—C) steeds geheel overeenkomstige resultaten geleverd; tegenovergestelde uitkomsten traden dus ook hier evenmin op als in proevenreeks I.

Proevenreeks II A (blz. 27).

Onder gebruikmaking van het eerder (blz. 16) beschreven schema kan het verloop der proeven worden voorgesteld, als in de bijgaande schets (fig. 8) wordt beschreven.

Fig. 8, welke dezelfde is als Fig. 3, stelt den stengel der controleplant B voor (aangeduid door een enkele statocyste),

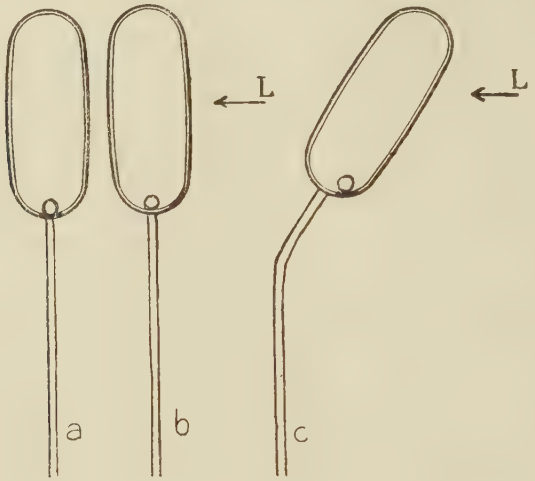

Fig. 8.

zooals zij zich onder den invloed van het eenzijdig invallende licht positief-heliotropisch gaat krommen. Het kleine zwart gemaakte gedeelte tusschen de beide omtrekken van de statocyste duidt wederom het middenveld aan van het statisch apparaat, het cirkeltje er binnen den statolith, terwijl het pijltje de lichtrichting aangeeft. Voor de verklaring van hetgeen bij die beweging voorvalt, kan verwezen worden naar de verklaring van Fig. 3 (blz. 17).

De proefplant A wordt in haar opeenvolgende standen voorgesteld door Fig. 9 en wel vertoont *a* den verticalen stengel der proefplant, vóór zij aan den invloed van eenzijdig licht werd blootgesteld.

Nu wordt de geheel rechte proefplant scheef geplaatst en evenwijdig met het rechte topgedeelte der positief heliotropisch gekromde controleplant, en onder invloed van eenzijdig invallend licht gebracht. De plant en dus ook de

statocyste verkrijgt daardoor den stand (*b*) waarin na eenigen tijd de statolith naar het laagste punt zakt, zoodat de plant volgens onderdeel 2 van de nieuwe hypothese nu niet meer in evenwicht is. Om den evenwichtsstand weer terug te verkrijgen, moet de stengel zich vervolgens omhoog krommen, totdat de stand, zooals in *c* geteekend, bereikt is; de stengel moet zich daarbij dus van het licht af krommen.

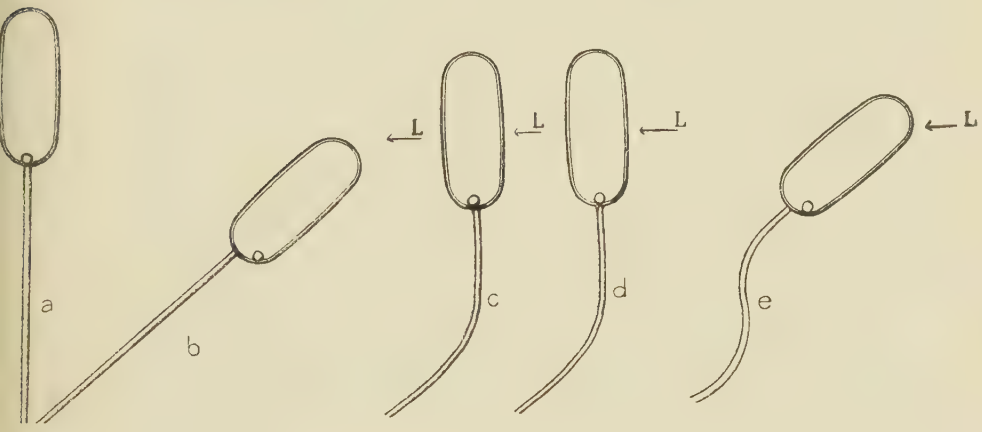

Fig. 9.

Intusschen blijft het eenzijdig licht doorwerken, met het gevolg, dat gaandeweg het middenveld uit zijn vroegeren stand wordt gebracht, en wel, in overeenstemming met onderdeel 3 van onze hypothese, naar het licht toe, zooals wij in *d* zien. De plant moet daarop met een nieuwe kromming reageeren, doch nu naar het licht toe, waarbij de stengel tenslotte een S-vorm verkrijgen moet, zooals in e getoond wordt, omdat de laatste kromming in een hoogere zone optreedt.

Het pijltje duidt de richting van het invallende licht (*L*) aan.

Vergelijkt men nu deze vooraf veronderstelde resultaten met datgene, wat de proeven uit deze reeks te zien gaven.

zoo vindt men hier een volkomen overeenstemming: de proefplant kromde zich inderdaad van het licht af, hoewel zij onder dezelfde condities tegenover de zwaartekracht geplaatst was, als de rechte top der gekromde controleplant. Later, nadat zij haar evenwichtsstand tegenover de zwaartekracht bereikt had, kromde zij zich, tengevolge van de langdurige eenzijdige lichtinwerking weer naar het licht toe; dit nu geschiedde echter in een hoogere zone, waardoor de S-vormige kromming ontstond, die wij ook in e zien.

Dit laatste geschiedde in alle gevallen, waarin de proef lang genoeg duurde.

De samenvatting der resultaten van proevenreeks II A levert het volgende op:

De controleplant begint zich positief heliotropisch te krommen na ± 40′.

De scheef geplaatste en op dezelfde wijze belichte proefplanten beginnen met zich op te richten, na een zekeren tijd, als in de eerste kolom hieronder aangegeven, staan daarna stil en keeren zich vervolgens naar den lichtbron toe (indien de proef lang genoeg werd voortgezet); het tijdsverloop tusschen het eerste begin der proef (dus het blootstellen aan het licht) en het terugkeeren wordt voor de verschillende proefplanten in de tweede kolom aangegeven.

Proefplant 1	120′	320′
,, 2	70′	—
,, 3	40′	155′
,, 4	90′	—
,, 5	35′	225′
,, 6	48′	—
,, 7	< 120′ [1])	375′
,, 8	80′	—
,, 9	85′	345′
,, 10	50′	320′

[1]) Het oogenblik van het begin der kromming werd in deze proef niet nauwkeurig opgenomen.

De laatste proef (zie pag. 33), moet hier nog afzonderlijk besproken worden, omdat zij een eenigszins afwijkend resultaat vertoonde.

Evenals bij de overige proeven kromde ook hier de proefplant zich, nadat zij evenwijdig geplaatst was met den rechten top der gekromde controleplant, van het licht af, en ging daarmede voort totdat zij over de verticaal heengekromd was en met deze een hoek van ± 31° maakte. Daarna begon zij weer terug te krommen, naar het licht toe, tot haar top verticaal stond.

In den verticalen stand nu bleef zij, niettegenstaande de eenzijdige lichtinwerking, gedurende ongeveer 42 uur onveranderd staan. Daar zij zelfs toen niet de minste neiging toonde, om zich naar het licht te krommen, rees de vraag, hoe dit kwam en of zij toch nog geotropisch zou kunnen reageeren. Teneinde dit te onderzoeken, werd de plant zóó geplaatst, dat haar top nu horizontaal kwam te liggen; het licht werd bovendien grootendeels buitengesloten. De uitslag was, dat het plantje zich inderdaad negatief-geotropisch begon te krommen.

De verklaring, dat het plantje dus blijkbaar niet heliotropisch, maar wel geotropisch kon reageeren, zal wel daarin gezocht moeten worden, dat het statisch apparaat om de een of andere reden niet verschuifbaar was onder de heerschende omstandigheden, hetzij doordat het in het geheel niet verschuifbaar was, dan wel dat het gebezigde licht niet intensief genoeg was om in dit plantje de vereischte verschuiving teweeg te brengen. De geotropische kromming naar omhoog moest plaats hebben, daar, zooals in Fig. 10 *a* te zien is, het middenveld nog steeds op de oorspronkelijke plaats lag, zoodat na het omleggen in den horizontalen stand (*b*) door het omhoog krommen van den stengel de statolith het middenveld weder bereikt (*c*).

Dit bijzondere geval van het waarschijnlijk vastzittende

statisch apparaat, zou, als indirect bewijs, tot steun kunnen dienen voor de verklaring der andere gevallen, waar het statisch apparaat dus blijkbaar niet vastgezeten heeft. Men zou n.l. kunnen zeggen: wanneer de plant *niet* heliotropisch reageert, zooals in het beschreven geval, dan moet men aannemen, dat het middenveld vastzit; wanneer zij dus *wel* heliotropisch reageert, zou daaruit moeten volgen, dat het apparaat inderdaad door het licht verschoven is.

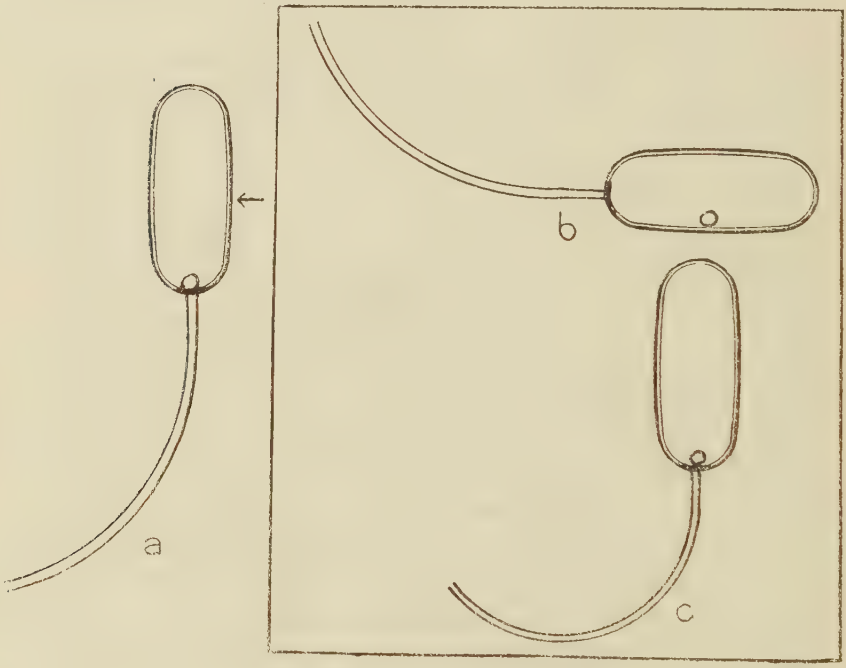

Fig. 10.

Proevenreeks II B (vergel. blz. 35).

De wijze waarop de proefplanten, volgens onze hypothese, zouden moeten reageeren in de proevenreeks II B, kan door Fig. 11 voorgesteld worden.

Het gedrag van de controleplant is wederom hetzelfde als

dat van de controleplant der proevenreeks II A, zoodat naar de beschrijving daarvan op blz. 52 verwezen kan worden.

Fig. 11 geeft den toestand van de proefplant aan, vóór

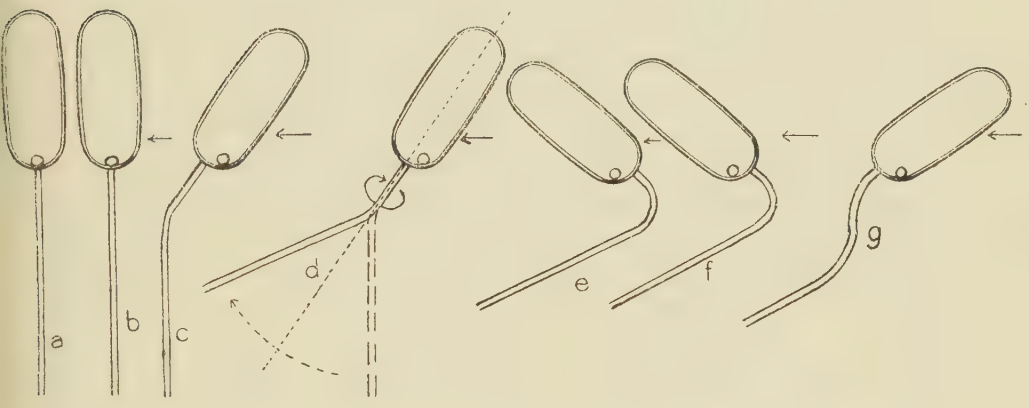

Fig. 11.

zij aan den invloed van eenzijdig invallend licht blootgesteld werd. In *b* is, na de éénzijdige lichtinwerking, het middenveld terzijde geschoven, in de richting naar het licht toe. Als gevolg daarvan moet de plant zich ombuigen, eveneens naar het licht toe, om tenslotte den nieuwen evenwichtsstand *c* in te nemen.

Door de daarop volgende wenteling van de proefplant om 180°, om den rechten top als as, werd de statocyste in den stand *d* gebracht, waarbij het middenveld dus nu aan de bovenzijde kwam te liggen, terwijl de statolith spoedig daarna wederom de laagste plaats opzocht. Om deze wederom het middenveld te doen bereiken, moet de statocyste den stand *e* aannemen. Het éénzijdige licht echter, dat ook bij dien nieuwen stand zijn invloed doet gelden, doet nu het middenveld naar de andere zijde, wederom naar het licht toe, verschuiven (*f*), zoodat de statocyste, opnieuw uit den evenwichtsstand gerukt, zich naar het licht over moet buigen (*g*) om den nieuwen evenwichtsstand te bereiken.

De S-vorm ontstaat, zooals reeds gezegd, omdat de nieuwe kromming in een hoogere zone plaats heeft als de voorgaande.

Men ziet dus, hoe ook hier het resultaat van deze proeven uit de hypothese voorspeld kon worden.

Het tijdsverloop na hetwelk de gedraaide plantjes begonnen zich naar omhoog, dus van het licht af, te krommen, vindt men hieronder in de eerste kolom; dat, waarop ze zich weder naar het licht toe kromden, gerekend vanaf het eerste begin der proef, n.l. het draaien van het proefplantje, in de tweede.

Proefplant	1	40′	—
,,	2	45′	—
,,	3	50′	185′
,,	4	35′	200′
,,	5	33′	177′
,,	6	43′	173′
,,	7	35′	—
,,	8	38′	—
,,	9	30′	—
,,	10	40′	—
,,	11	30′	195′
,,	12	20′	140′
,,	13	36′	220′
,,	14	95′	395′

Met uitzondering dus van het laatste proefplantje, dat uiterst langzaam reageerde, zoowel bij de eerste, als bij de tweede kromming, komen de cijfers elk der kolommen zeer goed overeen, vooral wanneer men in aanmerking neemt, dat de proeven op verschillende dagen werden verricht met verschillende planten, en geenszins bij dezelfde temperatuur en lichtomstandigheden plaats vonden. Bij proefplant 12, waar de omstandigheden blijkbaar zeer gunstig waren voor de proef, waren beide tijdsverloopen daarentegen zeer kort.

Proevenreeks II C (vergel. blz. 43).

De te verwachten uitkomst der proevenreeks II C kon als volgt voorspeld worden:

Fig. 12 *a* stelt de plant voor bij het begin der proef;

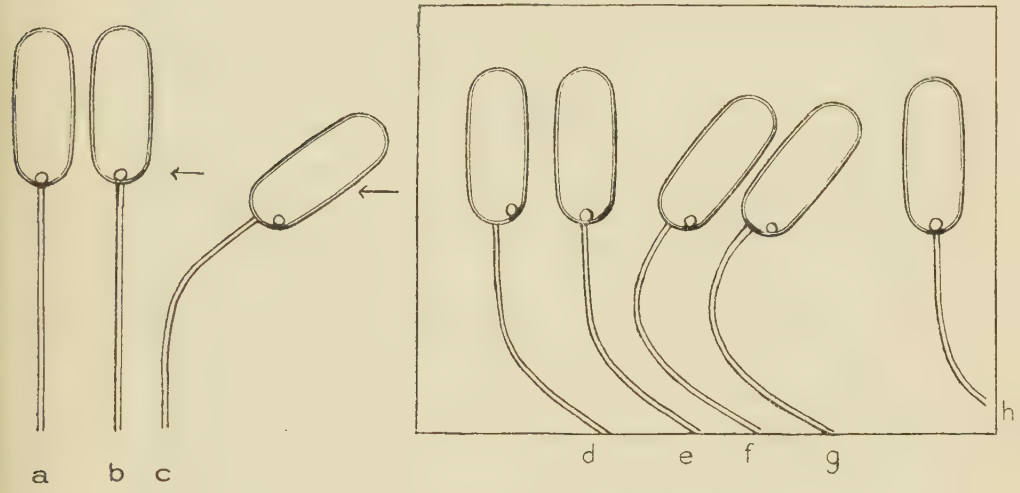

Fig. 12.

b en *c* geven het verschuiven van het middenveld aan tengevolge der eenzijdige lichtinwerking en de daarop volgende kromming van den stengel naar het licht toe, om zoodoende de statocyste en daarmede den stengeltop wederom haar evenwichtsstand te doen bereiken.

Nadat deze laatste kromming reeds sedert langen tijd geheel afgeloopen was, werd de plant in het donker geplaatst (hetgeen door de omlijning der figuurtjes *d*—*h* wordt aangegeven), en wel zóó, dat nu het rechte topgedeelte daarbij verticaal kwam te staan (*d*). De statolith, gehoorzamend aan den invloed der zwaartekracht, komt nu, kort daarna, weer op de laagste plaats der statocyste te liggen (*e*). Daardoor wordt echter het evenwicht wederom verbroken en moet de statocyste dit trachten te herwinnen, hetgeen slechts

geschieden kan door een nieuwe kromming (*f*), welke dan, zooals uit de schets blijkt, in dezelfde richting moet plaats hebben als die waarin de stengel zich te voren onder den invloed van het licht kromde.

Nu echter begint het ophouden van den lichtprikkel zijn invloed te doen gelden zoodat het middenveld, dat dus niet meer door het licht ter zijde getrokken wordt, gaandeweg vanzelf [1]) naar zijn oorspronkelijke plaats terugkeert (*g*). Daardoor is intusschen voor de derde maal het evenwicht verbroken en kan slechts terug worden verkregen door een terugkromming, waardoor tenslotte wederom de verticale stand als eindstand bereikt wordt (*h*).

De bij deze proevenreeks verkregen resultaten blijken dus ook hier geheel en al in overeenstemming te zijn met dat wat op grond van de hypothese verwacht kon worden.

In de boven beschreven proeven van proevenreeks II C begon dus het verder doorkrommen der proefplantjes, gerekend vanaf het oogenblik dat zij in het donker geplaatst waren, na het aantal minuten in de eerste kolom hieronder vermeld; de terugkromming naar de verticaal toe, gerekend vanaf het oogenblik, dat de voorgaande kromming had opgehouden, begon na het aantal minuten, in de tweede kolom vermeld.

Proefplant 1	—	—
,, 2	26′	114′
,, 3	65′	—
,, 4	30′	225′
,, 5	15′	185′
,, 6	35′	225′
,, 7	25′	280′
,, 8	55′	120′
,, 9	40′	250′
,, 10	30′	205′
,, 11	40′	140′

[1]) Vergel. hieromtrent J a n s e, l. c. 1929, blz. 122.

Bij de beoordeeling dezer cijfers moet in aanmerking genomen worden, dat ook deze proeven bij kamertemperatuur genomen werden, die dus op de verschillende dagen zeer verschillend was. Bovendien moesten deze proefplanten bij het tweede gedeelte der proef geheel in het donker blijven en konden de standsveranderingen slechts nu en dan gecontroleerd worden.

OVERZICHT.

De voornaamste, tot nu toe geldende theoriën over heliotropie zijn: de lichtintensiteitstheorie, de lichtrichtingstheorie, en de theorie der photogroei-reactie van Blaauw.

Aan geen dezer theoriën gelukte het, een volledig bevredigende verklaring van de positief- en negatief-heliotropische verschijnselen te geven.

Een nieuwe theorie, die de moeilijkheden van het probleem der heliotropie belangrijk schijnt te verminderen, is opgesteld door Janse. Deze verklaring berust in de eerste plaats op de statolithentheorie van Noll, wier grondhypothese echter een uitbreiding onderging, waardoor zij ook geschikt werd om te dienen voor verschillende andere bewegingen, als ook voor de positief- en negatief-geotropische krommingen.

Wat die uitbreiding, in verband met positieve en negatieve heliotropie, aangaat, werd aangenomen, dat het licht in staat is, het prikkelbare deel der statocyste te verschuiven, naar den lichtbron toe of er van af, zoodat een aan het licht blootgestelde stengel, die tegenover den zwaartekrachtprikkel in evenwicht verkeert, door die verschuiving alleen reeds genoodzaakt wordt, een heliotropische kromming, hetzij een positieve, hetzij een negatieve, uit te voeren.

In het experimenteel gedeelte van dit proefschrift werd getracht, de beide volgende vragen te beantwoorden:

I. Is de zwaartekrachtprikkel noodzakelijk voor het tot stand komen der positief- en negatief-heliotropische krommingen?

II. Is het mogelijk, aan te toonen, dat inderdaad de reactie van een plantendeel op den zwaartekrachtprikkel ver-

andert, wanneer het vooraf aan voldoende éénzijdige lichtinwerking is blootgesteld geweest?

De proeven, betrekking hebbend op de eerste vraag toonden aan, dat, wanneer met behulp van den klinostaat de invloed van den zwaartekrachtprikkel zooveel mogelijk wordt uitgeschakeld, het tot stand komen der heliotropische kromming ten minste een zeer belangrijke vertraging ondergaat; de heliotropische reactie kon echter op die wijze niet geheel, (slechts in één geval), voorkomen worden. Of misschien bij nog nauwkeuriger en volledige uitsluiting van den zwaartekrachtprikkel de reactie op den lichtprikkel steeds volkomen verhinderd kan worden, moet door nadere proeven worden uitgemaakt.

De proeven, betrekking hebbend op vraag II, toonden overtuigend aan, dat deze vraag in toestemmenden zin beantwoord moet worden, omdat het steeds bleek, dat het gedrag der proefplanten tegenover de zwaartekracht door voorafgaande belichting gewijzigd wordt en zelfs juist in denzelfden zin, als vooraf uit de hypothese was afgeleid geworden.

Deze proevenreeksen werden op drie verschillende wijzen ingericht.

In de proevenreeksen II A werd naast een heliotropisch gekromde kiemplant een rechte van dezelfde soort en grootte geplaatst en wel zóó, dat deze evenwijdig stond met de as van het rechte topgedeelte van de gekromde kiemplant.

De proevenreeks II B omvat proeven met heliotropisch gekromde kiemplantjes die, nadat zij hun evenwichtsstand bereikt hadden, over 180° gedraaid werden, en wel om het rechte topgedeelte van den stengel als as. Dit topgedeelte behield dus in het tweede gedeelte der proef volkomen denzelfden stand als tevoren.

In proevenreeks II C werden kiemplantjes, nadat zij zich heliotropisch gekromd hadden, langeren tijd nadat zij tot rust

gekomen waren, in het donker gebracht en zóó geplaatst, dat het eerst schuin staande topgedeelte nu in den verticalen stand werd gebracht.

Proeven, betrekking hebbende op de gecombineerde inwerking van zwaartekracht en licht, op zoodanige wijze gesteld als hier geschiedde, werden nog niet uitgevoerd. De reden hiervan is, dat slechts de nieuwe hypothese tot deze bijzondere inrichting der proeven aanleiding kon geven. De uitkomsten dezer proeven zijn bovendien van dien aard, dat zij met behulp der tot nu toe geldende theoriën geheel onverklaarbaar zijn.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die wichtigsten und bekanntesten Theorien über positiven und negativen Heliotropismus sind: die „Lichtintensitätstheorie", die „Lichtrichtungstheorie" und die „Theorie der Licht-Wachstumsreaction" von B l a a u w. Keiner dieser drei Theorien ist es jedoch bisjetzt gelungen, eine vollständige Erkärung der positiv- und negativ-heliotropischen Erscheinungen zu geben.

Der Transversal-Heliotropismus wird durch die „Linsentheorie" von H a b e r l a n d t in genügender Weise erklärt. Auf diesen wird in dieser Abhandlung daher nicht näher eingegangen.

Eine neue einfachere Theorie wurde vor kurzem von J a n s e aufgesetzt, und zwar wurde sie aufgebaut auf der Statolithentheorie und weiter auf der von J a n s e (Flora 1928, S. 232) gegebenen Ausbreitung ihrer Grundhypothese.

In Uebereinstimmung mit Punkt 3 dieser Hypothese nimmt nun J a n s e an, dass das Licht in den dafür empfindlichen Pflanzenteilen die Lage des statischen Apparates dermassen beeinflusst, dass die reizbarste Stelle, das Mittelfeld, sich nach der Lichtquelle zu, (bei positivem), oder von der Lichtquelle ab, (bei negativem Heliotropismus), verschiebt. Auf eine solche Verschiebung muss dann, nach der Hypothese, notwendigerweise eine Reaction in der erwarteten Richtung folgen.

In dem experimentellen Teil dieser Arbeit wurde versucht, die beiden folgenden Fragen zu beantworten:

I. Ist die Schwerkraft erforderlich für das Zustandekommen der positiv- und negativ-heliotropischen Krümmungen?

II. Ist es möglich, experimentelle Beweise dafür zu finden, dass, wie Janse annimmt, die Schwerkraftreaction, durch vorherigen einseitigen Lichteinfluss auf den betreffenden Pflanzenteil geändert wird?

ad I. Die Versuche, welche sich auf die erste Frage beziehen, wurden so eingerichtet, dass die Versuchspflanze auf dem Klinostaten dem Gravitationsreize so viel wie möglich entzogen wurde, und dabei einseitiger Beleuchtung ausgesetzt wurde, wie die Skizze in Fig. 4 (S. 21) zeigt.

Die meisten dieser Versuche ergaben, dass das Eintreten der heliotropischen Krümmung tatsächlich eine ansehnliche Verzögerung erleidet, so dass sie sich erst nach 2½—6 mal so langer Zeit einstellte, wie bei der Kontrollepflanze, die neben dem Klinostaten aufgestellt war. Ob man vielleicht bei noch genauerer und mehr vollständiger Ausschliessung des Schwerkraftreizes der Lichtreaction gänzlich zuvor kommen kann, müsste durch weitere Versuche entschieden werden.

Nur bei einer *Sinapis*-Keimpflanze blieb die heliotropische Krümmung ganz aus. Dies könnte also als eine vollständige Bestätigung unserer Frage betrachtet werden. Bei der Beurteilung der Beweiskraft dieser Versuche muss jedoch beachtet werden, dass sie ausschliesslich auf dem *Nicht*-Eintreten der Krümmung beruht und dass das Ausbleiben der Reaction in besonderen Fällen auch einem Fehlen der Reizbarkeit überhaupt der Versuchspflanze zugeschrieben werden könnte. Um allen Zweifel zu beseitigen, müssten also, wie gesagt, noch ausführlichere Versuche angestellt werden.

ad II. Die Experimente, welche sich auf die zweite Frage beziehen, zeigten tatsächlich, dass Aenderungen in der Schwerkraftreaction eintreten, wenn der Pflanzenteil vorher einseitiger Beleuchtung ausgesetzt wurde.

Es muss hier nachdrücklich erwähnt werden, dass zuerst festgestellt wurde, was für Bewegungen bei den angewendeten Versuchsanstellungen erwartet werden konnten, und dass erst dann die Versuche in jener Weise ausgeführt wurden.

Zu den Experimenten wurden Keimpflanzen benutzt von *Raphanus, Helianthus, Sinapis, Lupinus* und *Avena*.

Die Versuche wurden in 3 Gruppen ausgeführt:

Versuchsreihe II A: Neben einer positiv-heliotropisch gekrümmten Keimpflanze wurde jedesmal ein gleich grosses und gerades Pflänzchen von derselben Sorte gesetzt, und zwar so, dass je ein gerades Pflänzchen parallel und dicht neben der geraden Organspitze einer gekrümmten Pflanze stand, so dass sich also beide im selben Verhältniss zur Schwerkraft und zum Lichte befanden. (Fig. 5, S. 28).

Das gerade Pflänzchen krümmte sich nach einiger Zeit vom Lichte weg, weil, wie wir nach unserer Hypothese annehmen und wie von Fig. 8, S. 52, dargestellt wird, die Statocyste und damit der Stengel, sich nicht mehr im Gleichgewicht befand zur Schwerkraft, und dieses nur auf diese Weise wieder zurückerlangen konnte (Fig. 9 *c*). Doch inzwischen wird die Pflanze stets weiter beeinflusst von dem einseitigen Licht, sodass nach einiger Zeit das geotropische Gleichgewicht dadurch wieder gestört wird, was eine neue Krümmung zur Folge hat, diesmal nach dem Lichte hin (Fig. 9 *e*). Da letztere Krümmung in einer höheren Zone stattfindet, nimmt der Stengel dann eine S-Form an.

Der Zeitverlauf der Reactionen wird in der Tabelle auf S. 54 dargestellt. Die erste Reihe gibt den Zeitraum vom Beginn der einseitigen Beleuchtung der Versuchspflanze bis zum Eintreten der Krümmung vom Lichte weg. In der zweiten Reihe wird die Zeit angegeben, welche die Pflanze brauchte, vom Beginn der einseitigen Beleuchtung bis zum Eintreten der zweiten Krümmung, nach dem Lichte hin.

Versuchsreihe II B: Ein Keimpflänzchen wurde einseitigem Lichte ausgesetzt, was zur Folge hatte, dass es sich positiv-heliotropisch krümmte. Als festgestellt worden war, dass es seinen Gleichgewichtsstand erreicht hatte, wurde es 180° gedreht, wobei als Drehungsachse *die* Achse genommen wurde, die durch den geraden oberen Teil der gekrümmten Keimpflanze lief, sodass also die Spitze genau an derselben Stelle verblieb. (Fig. 6, S. 35).

Durch die Drehung wurde, nach unserer Hypothese und wie in Fig. 11, S. 57 gezeigt wurde, das geotropische Gleichgewicht der Pflanze gestört (Fig. 11, *d*), das sie durch eine entsprechende Krümmung, vom Lichte weg, nach einiger Zeit wieder zu erreichen sucht. (Fig. 11, e). Das einseitige Licht beeinflusst inzwischen die Pflanze fortwährend, sodass das soeben erreichte Gleichgewicht wiederum gestört wird (Fig. 11, *f*), und die Pflanze auf's neue mit einer Krümmung reagieren muss, in diesem Falle nach dem Lichte hin. (Fig. 11, *g*). Auch hier nimmt, da die letzte Krümmung in einer höheren Zone stattfindet, der Stengel eine S-Form an.

Was die Reactionszeiten anbetrifft, so wird nach der Tabelle auf S. 58 verwiesen. Der Zeitpunkt, an welchem die gedrehten Pflänzchen anfingen, vom Lichte weg zu krümmen, wird in der ersten Reihe gegeben, während die zweite Reihe den Zeitraum darstellt, vom Anfang des Versuches an, als nl. die Pflänzchen gedreht wurden, bis zum Eintreten der Rückkrümmung, nach dem Lichte hin.

Versuchsreihe II C: Ein Keimpflänzchen wurde vor einseitiges Licht gestellt. Als es sich positiv-heliotropisch gekrümmt hatte und sich während längerer Zeit nicht mehr weiter krümmte, wurde es ins Dunkelzimmer gebracht und so aufgestellt, dass der gerade obere Teil, der sich bisher in schiefer Lage befand, jetzt in eine genau vertikale gebracht wurde (Fig. 7, S. 44). Nach einiger Zeit fing dann die

Pflanze an, sich wieder zu krümmen und zwar in derselben Richtung wie früher, als sie noch dem Lichte ausgesetzt war. (Fig. 12, *f*, S. 57). Später bog sich die Spitze zurück, bis sie die vertikale Stellung erreicht hatte (Fig. 12, *h*), und verblieb ferner in diesem Stande.

Für den Zeitverlauf dieser Reactionen wird verwiesen nach der Uebersichtstabelle auf S. 60.

In der ersten Reihe wird die Zeit angegeben, vom Aufstellen im Dunkeln an bis zum Eintreten der ersten Krümmung (in derselben Richtung wie früher). In der zweiten finden wir die Minutenzahl angegeben, nach der die Pflanze mit ihrer zweiten Krümmung beginnt, nach der Vertikale zu, vom Aufhören der ersten Krümmung an gerechnet.

Bei der Beurteilung dieser Resultate muss beachtet werden, dass auch diese Experimente mit verschiedene Sorten von Pflanzen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur gemacht wurden, die also an verschiedenen Tagen sehr verschieden war, doch da es sich hier um orientierende Versuche handelte, war es nicht notwendig, dass alle Versuche unter genau denselben Umständen ausgeführt wurden. Ausserdem mussten die Versuchspflanzen während des zweiten Teils der Versuche im Dunkeln stehen, und konnten deswegen nur ab und zu kontrolliert werden; darum konnten auch die Intervalle nicht sehr genau sein.

Zur Beurteilung der Wahrscheinlichkeit der hier benutzten Grundhypothese könnte noch darauf hingewiesen werden, dass die bisher bekannten Theorien nicht ausreichen, um die Ergebnisse unserer Versuche II A, B und C, zu erklären, während diese nicht nur mit unserer Hypothese übereinstimmen, sondern selbst im Voraus bestimmt werden konnten.

STELLINGEN.

STELLINGEN.

I.

De plant bevindt zich in evenwicht tegenover de zwaartekracht, wanneer het prikkelbare protoplasma *het sterkst* geprikkeld wordt.

(Janse, Die „Suchbewegungen'' der Pfl. I, 1928).

II.

De jaarlijksche secundaire diktegroei van boomen neemt haar oorsprong in de zijtakken om zich vandaar in den hoofdstam uit te breiden.

(Strassburger 1891, Hartig 1858).

III.

De door Sachs uitgesproken meening, dat zijwortels van de 1e orde steeds een bepaalden, voor elke soort verschillenden, hoek met den hoofdwortel maken en in deze richting doorgroeien, kan volgens de hypothese van Janse *niet* worden aangenomen.

(Janse, Die Suchbew. d. Pflz. I).

IV.

De secundaire, positieve krommingen, die optreden als gevolg van éénzijdige verwondingen bij *Avena*-coleoptielen, zijn niet te beschouwen als *traumatropische* krommingen.

(R. Weimann, 1929, Jahrb. f. w. Bot. 71, 2).

V.

De *Pestalozzia*-schimmels zijn niet als verwekkers van de „*insnoerings*ziekte" en ook verder niet als parasieten te beschouwen.

(C. M. Doyer, Unters. ü. d. sog. Pestalozzia-Kr. Proefschr. Utrecht, 1925).

VI.

De verspreiding der planktonorganismen over de oceanen in gordels is niet in de eerste plaats door de temperatuur veroorzaakt, maar door den vroegeren samenhang der oceanen.

(P. Pfeffer, Vers. ü. d. erdgesch. Entwickl. d. jetz. Verbreitungsverh. uns. Tierwelt, 1897).

VII.

Bij de metamorphose van sommige insectenlarven zijn de witte bloedlichaampjes als phagocyten van groote beteekenis.

(Kowalewsky, 1887, Zeitschr. f. wiss. Zool. 45).

VIII.

De hyperphalangie bij *Cetaceeën* vindt haar oorsprong in het afzonderlijk verbeenen van de epiphyse.

(K ü k e n t h a l, 1893, Denkschr d. mediz.-naturw. Ges. Jena, 3 Bd.)